

RECHERCHES
SUR LA
COMPOSITION ET LA SIGNIFICATION DE L'ŒUF,
BASÉES
SUR L'ÉTUDE DE SON MODE DE FORMATION ET DES PREMIERS
PHÉNOMÈNES EMBRYONNAIRES,
(**MAMMIFÈRES, OISEAUX, CRUSTACÉS, VERS**);

PAR
ÉDOUARD VAN BENEDEN,
DOCTEUR EN SCIENCES NATURELLES.

« L'imagination se lasserait plutôt de concevoir
que la nature de produire. »
PASCAL.

(Mémoire présenté le 1^{er} août 1868 et couronné par l'Académie royale de Belgique
dans la séance publique de la classe des sciences du 16 décembre 1868.)

INTRODUCTION.

L'Académie royale des sciences, des lettres et des beaux-arts de Belgique a compris, dans son programme de concours pour 1868, la question suivante :

« Faire connaître la composition anatomique de l'œuf dans diverses classes du règne animal, son mode de formation et la signification des diverses parties qui le constituent. »

» On sait que dans les rangs inférieurs l'œuf se forme souvent par le concours simultané de deux glandes séparées : le germigène et le vitellogène. — L'Académie demande que, par des recherches faites dans différentes classes, on constate l'identité de formation de l'œuf ou la diversité de composition. Un œuf formé par une double glande en quoi ressemble-t-il à un œuf de mammifère ou d'oiseau et en quoi en diffère-t-il? »

Par ces quelques lignes d'explications l'Académie précise clairement la question; son but principal est d'obtenir la solution de ce problème : Quelles analogies et quelles différences reconnaît-on, quant à son mode de formation, quant à sa constitution et quant à sa signification, entre un œuf formé par une double glande et un œuf de mammifère ou d'oiseau?

Voulant répondre à l'appel fait par l'Académie, nous croyons nécessaire

de dire d'abord comment nous avons compris cette question et comment nous l'avons traitée.

L'examen le plus superficiel montre clairement que le problème est complexe et que l'Académie demande la solution de trois questions distinctes :

- 1° Étudier le mode de formation de l'œuf dans différentes classes ;
- 2° Faire connaître la constitution de l'œuf ;
- 3° Apprécier la signification de l'œuf et des diverses parties qui entrent dans sa composition :

1° Dans ces dernières années la question de l'oogenèse a été l'objet de travaux d'une haute valeur scientifique ; on en a fait l'étude dans diverses classes du règne animal ; mais les conclusions ont été bien peu uniformes, et des différences fondamentales paraissent exister relativement au mode de formation de l'œuf.

Dans son magnifique travail sur l'ovaire des mammifères, M. Pflüger soutient que l'œuf se forme, chez les animaux les plus élevés de l'échelle animale, d'après un procédé identique à celui que M. Meissner a cru reconnaître chez les Nématodes. D'après le savant professeur de Bonn, chez les mammifères comme chez ces Helminthes, il se forme, au fond des tubes ovariens, des cellules, qu'il appelle cellules mères des œufs. Dès qu'elles sont arrivées à un certain degré de développement, ces cellules donnent naissance par bourgeonnement à toute une génération de nouvelles cellules, qui sont les véritables œufs. Ces cellules mères produisent ainsi des chaînes d'œufs, et les divers chaînons se détachent les uns des autres, quand il s'agit de la formation des follicules de de Graaf.

Mais ce n'est pas ainsi que se forme généralement l'œuf des animaux. S'il faut en croire von Baer, Bischoff, Leuckart, de Quatrefages, Milne Edwards et bien d'autres physiologistes éminents, la vésicule germinative serait la première partie formée de l'œuf, et le vitellus ne viendrait que plus tard se déposer autour de lui.

Et si nous demandons à Claparède, à Munck, à Schneider comment se forment les œufs chez les Nématodes, ils nous répondent que, près de l'extrémité aveugle du tube ovarien, des noyaux cellulaires sont tenus en suspension dans une masse transparente qui, d'abord commune à un grand nombre de noyaux, se divise autour d'eux pour former autant de cellules distinctes, qui n'auront qu'à grandir et à se charger d'éléments vitellins pour devenir des œufs.

Il y a donc bien peu d'accord entre ces diverses opinions, et nous n'avons pas énuméré toutes celles qu'on a produites.

Le procédé d'oogenèse des Trématodes, des Cestoïdes et des Turbellariés est-il analogue ou identique à celui que suit la nature chez les autres animaux? Dès 1836 von Siebold reconnut, chez les Trématodes, une division remarquable du travail physiologique qui préside au développement de l'œuf. Une glande spéciale est chargée de la formation des vésicules germinatives; une autre, de la production du vitellus. M. P.-J. Van Beneden, d'un côté, O. Schmidt et Max Schultze, de l'autre, ont montré que la division du travail réalisée chez les Trématodes n'est pas un fait isolé dans la nature et que les Turbellariés Rhabdocèles, aussi bien que les Cestoïdes, sont pourvus comme les Trématodes d'un vitellogène et d'un germigène.

Voilà bien des différences dans l'oogenèse des animaux! Ces différences existent-elles en réalité et la nature a-t-elle mis si peu d'uniformité dans ses procédés, quand il s'est agi de former un produit devant jouer partout le même rôle et remplir toujours la même fonction? Ou bien, ces différences existent-elles seulement dans l'esprit de ceux qui ont interprété les procédés qu'elle emploie? Quand l'œuf se forme par le concours simultané de deux glandes, y a-t-il dans son mode de formation des différences fondamentales avec l'oogenèse des animaux supérieurs? Tel est, pensons-nous, le problème dont l'Académie désire la solution, quand elle demande que l'on fasse connaître *le mode de formation de l'œuf* dans diverses classes du règne animal.

2° Si l'on compare l'œuf du mammifère avec l'œuf de l'oiseau, celui d'un Crustacé avec celui d'un Trématode, on observe dans leur constitution des différences très-grandes. L'œuf de l'oiseau a été bien des fois considéré comme l'analogue de la capsule de de Graaf des mammifères, et au premier abord on ne trouve que peu d'analogie entre l'œuf d'un Trématode ou d'un Cestoïde et celui des autres animaux.

M. Schwann proclama le premier que l'œuf est une cellule; et néanmoins nous le voyons lui-même reconnaître dans le jaune de l'œuf de l'oiseau des cellules distinctes; il ne peut être méconnu que le vitellus de l'œuf de beaucoup d'animaux inférieurs se constitue de cellules parfaitement caractérisées. Le vitellus de l'œuf de l'oiseau a-t-il son analogue dans le vitellus de l'œuf des mammifères? Auquel de ces deux types se rattachent les œufs des animaux inférieurs? Quelles analogies et quelles différences constate-t-on entre l'œuf des Trématodes et celui des animaux supérieurs? C'est la solution de ces questions que réclame l'Académie quand elle demande de faire connaître la *composition de l'œuf* dans diverses classes du règne animal.

3° Que faut-il entendre par ces mots : *Apprécier la signification de l'œuf et des diverses parties qui le constituent* ?

Nous croyons que ce mot *signification* est susceptible d'une double interprétation : on peut déterminer la signification *comparative* des œufs et des éléments dont ils se constituent, ce qui doit ressortir de l'étude des analogies et des différences que les œufs présentent entre eux. Le degré d'importance des diverses parties est directement en rapport avec le degré de constance que présentent leur mode de formation, leur constitution et le rôle qu'elles jouent, pendant que s'accomplissent les premiers phénomènes embryonnaires.

Mais on peut aussi déterminer la signification de l'œuf et des diverses parties qui le constituent, relativement à la cellule, c'est-à-dire, relativement à l'élément constitutif des tissus organisés. Dans un livre qui restera un des

plus beaux monuments élevés à la science et qui seul aurait suffi pour immortaliser le nom de son auteur, M. Schwann fit connaître la composition cellulaire de tous les tissus, et en même temps il déclara que l'œuf est une cellule, la première cellule de l'embryon. — M. Schwann se basait sur la constitution de l'œuf, et, en proclamant son principe, il avait spécialement en vue l'œuf des mammifères. Mais il reconnaissait lui-même que le jaune de l'œuf de l'oiseau est formé de cellules, et il est incontestable qu'il en est de même pour le vitellus d'un certain nombre d'animaux inférieurs. Quel rapport existe-t-il, dans ce cas, entre l'œuf et la cellule? Nous croyons que l'Académie désire la solution de cette question et que, quand elle a demandé d'apprécier la signification de l'œuf et des diverses parties qui le constituent, elle a eu en vue, non-seulement la *signification comparative des œufs*, mais aussi leur *signification relativement à l'élément constitutif des tissus*.

Nous avons divisé notre travail en trois parties. Dans la première nous avons exposé les faits; nous avons étudié, dans chacun des groupes dont nous nous sommes occupé :

- 1° La composition de l'ovaire et sa structure;
- 2° Le mode de formation de l'œuf;
- 3° Sa constitution;
- 4° Les premiers phénomènes embryonnaires qui s'accomplissent dans l'œuf fécondé, jusqu'au moment de la formation du blastoderme.

La connaissance de la composition de l'ovaire et de sa structure est évidemment indispensable pour l'étude du mode de formation de l'œuf. De même, il nous a semblé nécessaire, pour pouvoir résoudre le problème de la signification de l'œuf, de savoir comment s'accomplissent les premiers phénomènes embryonnaires et comment la première couche cellulaire de l'embryon dérive de l'œuf. Cette question exige la connaissance des relations

qui unissent l'œuf à l'embryon, aussi bien que celle des rapports qui existent entre lui et l'ovaire où il a pris naissance. L'étude des premiers phénomènes embryonnaires doit précéder celle de la signification de l'œuf, aussi bien que la connaissance de la structure de l'ovaire doit servir de base et de point de départ à toute recherche sur le mode de formation des germes.

Dans la première partie de ce mémoire, nous avons étudié ces quatre questions dans chacun des groupes dont nous nous sommes occupé, sans chercher à rapprocher les uns des autres les résultats de nos recherches; nous avons exposé les faits d'observation. Dans la seconde partie, nous avons fait l'étude comparative du mode de formation de l'œuf, de sa composition et des premiers phénomènes qui s'y accomplissent après la fécondation. Nous avons recherché quelles sont les analogies et les différences résultant de cette étude, qui nous a conduit tout naturellement à la solution du problème de la signification comparative des œufs et des différentes parties qui les constituent.

Ces faits, exposés indépendamment les uns des autres dans la première partie de notre travail, étudiés comparativement dans la seconde, ont servi de base à la solution de la question que nous avons traitée dans la troisième partie : Déterminer la signification de l'œuf relativement à la cellule.

L'Académie a demandé l'étude de la question dans diverses classes du règne animal, tout en manifestant le désir de voir les animaux où une double glande concourt à la formation de l'œuf (vers), les mammifères et les oiseaux, servir spécialement d'objet à cette étude.

Nous avons fait nos recherches :

1° Dans la classe des vers.

L'organisation de l'appareil femelle est loin d'être uniforme dans cette classe. Il est formé d'une double glande chez les Trématodes, les Cestoïdes et beaucoup de Turbellariés Rhabdocèles. Les Planaires et les Némertes

s'éloignent considérablement des Rhabdocèles sous ce rapport, et les Nématodes ont un appareil femelle organisé sur un tout autre type. De cette diversité de composition de l'appareil sexuel, dans une seule et même classe, résulte la nécessité d'exposer successivement les résultats de notre étude :

- | | | |
|--------------------------|---|--------------------------|
| A. Chez les Trématodes | { | 1° <i>Endoparasites.</i> |
| | | 2° <i>Ectoparasites.</i> |
| B. Chez les Cestoïdes. | | |
| C. Chez les Turbellariés | { | 1° <i>Rhabdocèles.</i> |
| | | 2° <i>Dendrocèles.</i> |
| | | 5° <i>Némertiens.</i> |
| D. Chez les Nématodes. | | |

2° Dans la classe des Crustacés. Chez eux aussi la constitution de l'appareil femelle, le mode de formation de l'œuf et les premiers phénomènes embryonnaires varient considérablement; nous avons étudié les quatre questions précédemment indiquées :

- a) chez les *Rotateurs.*
- b) chez les *Lernéens.*
- c) chez les *Copépodes libres.*
- d) chez les *Isopodes.*
- e) chez les *Amphipodes.*
- f) chez les *Décapodes.*

3° Chez les mammifères.

4° Chez les oiseaux.

Nous aurions voulu étendre plus loin nos recherches et baser nos conclusions sur l'étude d'un nombre plus considérable de types; mais nous croyons avoir satisfait au désir exprimé par l'Académie, en faisant cette étude, aussi complètement que nous l'avons pu, dans ces quatre classes. Au reste, en choisissant les types extrêmes, auxquels les autres classes se rattachent

facilement, nous avons, croyons-nous, des bases suffisantes pour établir des conclusions générales.

Nous soumettons donc avec confiance notre travail au jugement de l'Académie, persuadé que la savante assemblée saura tenir compte de l'étendue de la question et du peu de temps qui nous a été laissé pour y répondre.



RECHERCHES
SUR LA
COMPOSITION ET LA SIGNIFICATION DE L'ŒUF,

FASÉES
SUR L'ÉTUDE DE SON MODE DE FORMATION ET DES PREMIERS
PHÉNOMÈNES EMBRYONNAIRES.

PREMIÈRE PARTIE.
EXPOSITION DES FAITS.

VERS.
I. — TRÉMATODES.

HISTORIQUE.

I. — FORMATION ET CONSTITUTION DE L'ŒUF.

Dès 1835 on a commencé à s'occuper sérieusement de l'organisation des vers et spécialement des Trématodes. Mehlis, Laurer, von Baër, von Nordmann, enfin Bürmeister, avaient fait à cette époque, et à des intervalles peu éloignés, des travaux sur l'anatomie de ces animaux. Mais aucun de ces naturalistes n'avait reconnu la vraie constitution de l'appareil sexuel : les vitellogènes étaient considérés comme ovaires, les vitelloductes comme utérus, et la portion terminale de ces canaux excréteurs comme ovisacs. Tous ces auteurs admettaient l'existence de trois testicules, confondant le germigène avec les glandes sexuelles mâles.

L'année même où Burmeister ¹ publia sa description du *Distomum globiporum*, M. von Siebold ² fit paraître dans les archives de J. Müller un article où il déclara, pour la première fois, que l'appareil sexuel femelle des Trématodes est formé de deux glandes distinctes : un vitellogène et un germigène. Les organes que Burmeister a considérés comme ovaires sont des glandes servant à la sécrétion du vitellus, et les petites masses granuleuses qu'elles fournissent ne sont pas des œufs, mais de petites masses vitellines. L'un des organes, que Burmeister considérait comme testicules, donne naissance aux vésicules germinatives et constitue le germigène (Keimstok). L'œuf se forme par la réunion d'un certain nombre de petites masses vitellines autour d'une vésicule germinative. Il est important de faire remarquer que von Siebold considérait bien à cette époque le germigène comme produisant les vésicules germinatives, et le vitellogène, comme fournissant un produit tout à fait analogue au vitellus des autres animaux. En 1836 cette opinion a été très-nettement exprimée dans son travail en réponse aux recherches de Burmeister, et, très-peu de temps après, il l'a formulée tout aussi clairement dans l'article sur le développement des Entozoaires, qu'il publia dans la physiologie de Burdach ³.

Quand, en 1848, il publia son anatomie comparée, von Siebold exposa le résultat de ses dernières recherches sur l'anatomie et l'embryogénie des Trématodes, et voici ce qu'il dit au sujet de la nature des produits des glandes sexuelles : « Der Keimstok ist mit einfachen runden Zellen, den eigentlichen Eikeimen dicht angefüllt. In diesen entspricht der Kern dem Keimbläschen und das Kernkörperchen dem Keimfleck ⁴. » — En note il ajoute : « Chez les Polystomes, Octobothrium, Diplozoon, etc., le germigène renferme des germes tellement considérables qu'on est tenté de les considérer comme des œufs entièrement développés. Entre la membrane cellulaire et le noyau (vésicule germinative) existe une couche très-manifeste d'une substance albuminoïde qui doit représenter le vitellus. » Mais ces germes

¹ Burmeister, *Distomum globiporum* Rud. Ausführlich beschrieben. WIEGMANN'S ARCHIV., 1855; Bd. III.

² Von Siebold, *Helminthologische Beiträge*. MÜLLER'S ARCHIV., 1856.

³ Burdach, *Traité de physiologie*. Trad. franc. Paris, 1858; t. III, p. 57.

⁴ *Lehrbuch der vergleichenden Anatomie der wirbellosen Thiere*, von C.-Th. von Siebold, Berlin, 1848; p. 142.

s'entourent toujours dans l'ootype du produit des glandes vitellogènes; ultérieurement une membrane se forme autour de cet ensemble, et alors seulement l'œuf est formé. Mais que devient le produit du vitellogène, quelle est la signification de cette glande, si la substance albuminoïde transparente, qui entoure la vésicule germinative, au moment de sa sortie du germigène, représente le vitellus? M. von Siebold n'a pas entamé la discussion de cette question; il n'a pas cherché à l'élucider en déterminant les analogies entre l'œuf de ces vers et l'œuf des autres animaux. Et l'on comprend que M. von Siebold ait hésité à s'occuper franchement de l'étude de cette question: il paraît clair, en effet, que si la vésicule germinative, au sortir du germigène, est entourée du vitellus, le prétendu germigène représente véritablement l'ovaire des autres animaux, et le vitellogène n'est plus alors qu'une glande accessoire comparable aux glandes albuminipares des oiseaux. En arrivant à ces conclusions, M. von Siebold aurait battu en brèche ce qu'il avait édifié quelques années auparavant, et l'idée de la division du travail, pour l'élaboration de l'œuf, qu'il avait le premier conçue et lancée dans la science, devait évidemment disparaître. L'illustre helminthologiste a préféré ne pas toucher à cette question et il a continué à considérer le vitellogène comme sécrétant réellement le vitellus, tout en déclarant que la vésicule germinative est le noyau d'une cellule fournie par le germigène, cellule dont le contenu devrait représenter le vitellus. De là une contradiction apparente dans les faits et une confusion très-réelle dans les termes.

En 1851 parut la dissertation inaugurale de M. Thaër ¹ sur l'organisation d'un des Trématodes les plus remarquables que l'on connaisse: le *Polystomum appendiculatum*. L'auteur de ce travail continue à attribuer au germigène la fonction que lui avait attribuée M. von Siebold, celle d'élaborer les vésicules germinatives; mais il a reconnu, lui aussi, que les vésicules germinatives sont entourées, au moment de sortir de la glande, où elles ont pris naissance, d'un liquide albuminoïde entièrement transparent. Il n'a pas cherché à déterminer la valeur de cette substance et il continue à considérer

¹ Albertus Thaër, *De Polystomo appendiculato. Dissertatio inauguralis*. Berolini, 1851; p. 22.

le vitellogène comme servant à la sécrétion du vitellus : « *quod producut vitellaria verus est ovi vitellus.* »

Peu de temps après, en 1854, le Dr H. Aubert¹ publia un travail, bien remarquable à tous points de vue, sur l'anatomie et l'embryogénie de l'*Aspidogaster Conchicola*, le parasite bien connu des Anodontes. L'auteur a fait une étude approfondie de l'appareil sexuel et du mode de formation de l'œuf. Après avoir reconnu que le germigène donne naissance, non pas seulement à des vésicules germinatives, comme le nom de la glande le ferait supposer, mais à de véritables cellules, dont le noyau représente la vésicule germinative, il propose de substituer le nom d'ovaire à celui de germigène, et il déclare que les produits de cette glande sont de véritables œufs.

Mais si les produits de cette glande sont des œufs, ils doivent être formés, comme tout œuf, d'un vitellus, d'une vésicule germinative et d'un nucléole. L'auteur interprète ainsi les choses et va même jusqu'à reconnaître à la cellule-œuf une membrane qui est, pour lui, la membrane vitelline.

Mais que devient alors le vitellogène? Quelle est la nature du produit qu'il fournit à l'œuf? C'est là une question très-embarrassante, et l'auteur la résout d'une manière peu heureuse, en continuant à donner le nom de vitellus au produit de cette glande, quand, d'un autre côté, il appelle vitellus la couche de substance albuminoïde qui entoure immédiatement la vésicule germinative. C'est introduire dans les faits une confusion regrettable que de désigner sous un même nom des choses aussi différentes.

M. P.-J. Van Beneden, dans son mémoire sur les vers intestinaux, considère le germigène comme fournissant les vésicules germinatives, le vitellogène comme donnant naissance au vitellus proprement dit.

Cependant, il a vu chez la plupart des Trématodes ectoparasites ou monogénèses, les vésicules fournies par le germigène emboîter deux et même quelquefois trois autres vésicules; il dit, en parlant de ces produits chez les Udonelles, « qu'on les prendrait pour des œufs complets, à cause de leur composition². »

Plus loin, en parlant des Épidelles, voici comment il s'exprime : « Dans

¹ *Zeitschrift für wiss. Zoologie*, von C.-Th. von Siebold und Kölliker. Bd. III, 1854.

² P.-J. Van Beneden, *Mémoire sur les vers intestinaux*. Paris, 1858; p. 15.

chaque œuf du germisac on trouve deux vésicules emboîtées l'une dans l'autre et dont celle du milieu est un peu moins claire. Ces vésicules sont enveloppées d'un liquide limpide, autour duquel on aperçoit une troisième membrane qui sert d'enveloppe. Voilà tout un œuf sans le vitellus. Si l'on ne savait que celui-ci vient du dehors, on dirait certainement que le liquide qui enveloppe les vésicules germinatives correspond au vitellus ¹. »

Mais cette idée que le germigène fournit la vésicule germinative seule, que le vitellus est produit par une glande spéciale, était trop profondément enracinée dans les esprits pour qu'on doutât de son exactitude, alors même qu'on voyait les vésicules germinatives sortir du germigène, entourées d'un liquide qui, évidemment, ne pouvait être qu'un vitellus.

Les idées n'ont guère changé depuis, et c'est à peine si l'on s'est posé la question de savoir si le vitellogène mérite réellement ce nom, s'il sécrète bien véritablement le vitellus.

M. Leuckart ² a commencé la publication d'un grand ouvrage, où tout ce qui est aujourd'hui acquis relativement à l'organisation des vers se trouve savamment exposé. Voici comment M. Leuckart considère l'appareil reproducteur femelle des Trématodes : Le germigène, qui est véritablement l'ovaire, produit de belles cellules transparentes, renfermant chacune un noyau à nucléole. Ces cellules ne sont pas l'œuf tout entier, mais une partie seulement de celui-ci, on peut dire la partie principale. « Es ist gewissermassen das primitive Ei, das in den Keimstöcken entsteht und in dem Anfangstheil der Scheide, ähnlich wie das Vogelei von dem Eiweisse, so zunächst von dem Secrete der sog. Dotterstöcke umgeben wird, bis dann schliesslich im Umkreis der gesamten Masse eine feste bräunliche Schale sich ablagert. » Reichert a exprimé peu de temps auparavant les mêmes idées et a proposé de substituer au nom de vitellogène (Dotterstok), proposé par von Siebold, celui de *glandes albuminipares* (Eiweissdrüsen).

M. Leuckart préfère ne pas changer le nom, parce que, dit-il, le produit de ces glandes ne présente pas les caractères de l'albumine des oiseaux ; le

¹ P.-J. Van Beneden, *Mémoire sur les vers intestinaux*. Paris, 1858 ; p. 52.

² Rud. Leuckart, *Die menschlichen Parasiten*. Leipzig und Heidelberg, 1862 ; vol. I, pp. 480 et 481.

nom de glandes albuminipares ne convenant guère mieux que celui de vitellogènes, il est utile de conserver celui-ci, qui a l'avantage de la priorité. Mais c'est pour Leuckart une simple question de mots : il est d'accord avec Reichert pour reconnaître dans le germigène l'analogue de l'ovaire des autres animaux, et pour considérer le vitellogène comme une glande accessoire, jouant un rôle semblable à celui que remplissent chez les oiseaux, les glandes chargées de la sécrétion de l'albumine.

Des recherches nombreuses ont donc été faites sur le mode de formation de l'œuf chez les Trématodes, et en général *elles s'accordent quant aux faits* :

1° Le germigène donne naissance à des cellules germinatives de nature albuminoïde, renfermant un noyau (vésicule germinative) à nucléole (corpuscule de Wagner). Aucune recherche n'a été faite relativement au mode de formation de ces cellules ;

2° Le vitellogène, au contraire, produit des cellules vitellines ; quelques-unes viennent entourer une cellule fournie par le germigène, de façon à former avec elle un amas cellulaire qui s'entoure d'une coque, et dès lors l'œuf est formé.

Mais quelle est la signification des diverses parties constituant cet œuf si complexe ? Sur ce point les opinions ne concordent plus : MM. von Siebold, Van Beneden, Thaër, etc., considèrent le produit du vitellogène comme représentant véritablement le vitellus de l'œuf des autres animaux, et ils n'ont pas cherché à déterminer la valeur comparative de la couche de substance albuminoïde qui entoure immédiatement la vésicule germinative. M. Aubert a considéré cette couche comme représentant véritablement le vitellus, et désigne encore sous le même nom le produit du vitellogène. Évidemment, il n'a pas fait avancer la question. Enfin, MM. Reichert et Leuckart, plus logiques dans leur interprétation, voient dans la couche albuminoïde qui entoure la vésicule germinative l'analogue du vitellus de l'œuf des autres animaux, et le produit du vitellogène représente à leur avis l'albumine de l'œuf des oiseaux.

II. — DÉVELOPPEMENT.

Les premiers phénomènes embryonnaires des Trématodes n'ont été connus que bien superficiellement par les illustres naturalistes qui ont, pour ainsi

dire, jeté les bases de l'helminthologie. A l'époque où ils ont fait leurs mémorables travaux, les questions essentielles et fondamentales à élucider concernaient l'organisation de ces animaux et leur mode de reproduction; l'étude des formes successives de l'embryon et celle des migrations des vers occupaient presque exclusivement les esprits; et l'on s'inquiétait assez peu de la question de savoir quelle est la signification de l'œuf, en quoi il ressemble à celui des animaux supérieurs, et comment se forment les premières cellules de l'embryon.

Voici ce que dit M. von Siebold au sujet des premiers phénomènes embryonnaires chez le *Monostomum verrucosum* : « Bientôt des vésicules transparentes apparaissent autour de la vésicule germinative, qui dès lors devient plus difficile à reconnaître et disparaît bientôt complètement. Les vésicules transparentes s'accolent les unes aux autres; leur nombre s'accroît; elles finissent par absorber entièrement le vitellus et par constituer un embryon cilié ¹. »

Et plus tard, dans son anatomie comparée : « Après la disparition de la vésicule germinative il se forme à l'intérieur de la substance vitelline granuleuse, et, sans que celle-ci subisse aucun étranglement, quelques cellules embryonnaires. Celles-ci se multiplient et, en se divisant, diminuent de volume ². »

En parlant du développement des Udonelles, voici comment s'exprime M. Van Beneden dans son mémoire sur les vers intestinaux : « Le premier phénomène que l'on observe après la fécondation est la disparition de la vésicule germinative. Dans la plupart des œufs on n'en distingue plus de trace après la ponte. Les globules vitellins s'organisent ensuite, sans que l'on aperçoive aucune trace de fractionnement; le contenu a perdu sa clarté, et la surface semble transformée subitement en une couche blastodermique ³. » Les mêmes idées sont exprimées plus loin au sujet du développement des Trématodes digenèses ⁴.

¹ Développement des Entozoaires dans Burdach's Physiologie, 2^e Bd., 2^e Aufl., S. 207.

² Anat. comp., trad. franç., t. I, p. 157.

³ Mémoire sur les vers intestinaux, p. 16.

⁴ Ibid., p. 75.

MM. Aubert ¹ et Pagenstecher ² n'ont rien publié de plus précis. Voici comment s'exprime le professeur d'Heidelberg en rendant compte de ses observations sur les premiers phénomènes embryonnaires chez le *Distoma cygnoïde* : « *Nun verschwindet das Keimbläschen unter der totalen Zellenbildung in der Masse, während die nicht bei dieser verbrauchten Körnchen noch an den Polen oder einzelnen anderen Stellen liegen bleiben. Zuletzt gestaltet sich der Haufen der Embryonalzellen zu einem deutlich contourirten, mit Wimpern besetzten Embryo....* »

En 1843 Kölliker émit, sur le mode d'apparition des premières cellules embryonnaires, des idées plus précises. D'après lui, il apparaît dans la masse du vitellus, après la disparition de la vésicule germinative, une première cellule embryonnaire, qui se produit par formation libre. Dans celle-ci se forment, par voie endogène, deux ou plusieurs cellules-filles, qui se reproduisent de la même manière. Leur progéniture finit par manger complètement le vitellus qui est remplacé petit à petit par la masse cellulaire de l'embryon ³.

En 1857 G. Wagener ⁴ envoya, en réponse à une question posée par la Société des sciences de Haarlem, un mémoire sur le développement des vers intestinaux. Quand il traite la question de la formation de l'embryon des Trématodes, il émet l'opinion que la vésicule germinative ne disparaît pas, mais qu'elle se divise en deux parties qui deviennent chacune une cellule embryonnaire. Une opinion analogue a été admise par M. Leuckart ⁵. Il a vu, chez le *Distomum lanceolatum*, la vésicule germinative persister, et, dans son intérieur, apparaître un certain nombre de cellules embryonnaires dont les noyaux ne sont autre chose que des parties du corpuscule de Wagner. Comme nous l'avons dit, pour M. Leuckart la vésicule germinative de l'œuf des Trématodes est le noyau de la cellule fournie par le germigène, cette

¹ Aubert, *Ueber Aspidogaster..... Zeitschrift für wiss. Zool.* 1854, Bd. III.

² Pagenstecher, *Trematodenlarven und Trematoden.* Heidelberg, 1857, p. 46.

³ *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere* von Dr A. Kölliker. MULLER'S ARCHIV., 1845, p. 99.

⁴ *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer* von Dr G. Wagener. *Eine von der Holländischen Societät der Wissenschaften zu Haarlem*, I, J. 1855; gekrönte Preisschrift, p. 28.

⁵ *Die menschlichen Parasiten.* Bd. I, 2^{de} lief., p. 486.

cellule elle-même représentant tout l'œuf. M. Leuckart admet donc que *les premières cellules de l'embryon dérivent d'un noyau de cellule*, et que les noyaux des premières cellules embryonnaires ne sont que des parties d'un nucléole. Ces résultats sont peu conformes à la théorie cellulaire; je crois qu'on n'a jamais observé un seul fait qui permette de croire que des cellules peuvent provenir de la division du noyau d'une cellule préexistante. D'après M. Leuckart, les premières cellules embryonnaires, formées à l'intérieur de la vésicule germinative, et encore entourées d'une membrane commune, deviennent libres après que la membrane de la vésicule germinative a été résorbée. Ces cellules grandissent et se multiplient, finissent par remplir complètement l'œuf, se recouvrent d'une robe ciliée et constituent alors l'embryon.

Nous passons à l'exposé de nos propres recherches.

I. — TRÉMATODES DIGENÈSES.

1° *Amphistoma subclavatum*.

Cet animal, un des Trématodes les plus anciennement connus, habite le gros intestin de la grenouille verte. Depuis longtemps on connaît son organisation, et l'appareil reproducteur femelle, en particulier, a été étudié avec beaucoup de soin, du moins en ce qui regarde la forme et la disposition des organes. Leur structure, au contraire, a peu attiré l'attention, et c'est précisément cette partie de leur histoire qui nous intéresse au plus haut degré.

Germigène. — Le germigène, de forme sphéroïdale, apparaît sur la ligne médiane, à la partie postérieure du corps, entre les extrémités aveugles des deux cœcums du tube digestif. Il se trouve placé à côté du testicule également unique, qui se distingue du germigène par des dimensions un peu plus considérables.

Si, après avoir isolé le germigène en disséquant l'animal, on l'examine au microscope, on trouve qu'il est circonscrit par une membrane anhyste et une couche de tissu conjonctif, qui se différencie complètement du parenchyme, dans lequel la glande se trouve en suspension.

Cette couche s'épaissit progressivement dans le voisinage de ce point de la surface de la glande, d'où part son canal excréteur; elle atteint son épaisseur maximum autour de l'entrée du germiducte. Cette couche enveloppante se constitue d'un tissu fibrillaire, renfermant des cellules en fuseau, à noyau allongé, et à contours assez foncés; au point où la couche s'épaissit, il s'y développe des espaces plus ou moins considérables, extrêmement clairs, et l'on reconnaît, si on les examine avec beaucoup d'attention, qu'ils sont remplis de cellules d'une extrême délicatesse (pl. I, fig. 1, *a*).

Venons-en à la glande elle-même: Il m'a été impossible de reconnaître à la face interne de la membrane anhyste, qui forme en quelque sorte la charpente de la glande, rien qui rappelât un épithélion proprement dit; la tunique propre n'est pas tapissée intérieurement par une couche de cellules serrées les unes contre les autres, présentant toutes les mêmes dimensions et les mêmes caractères; si on la déchire, le contenu de la glande s'écoule. Dans cette cavité, circonscrite par une membrane anhyste et une couche de tissu conjonctif, se forment des cellules qui doivent devenir les germes des œufs. C'est là qu'elles prennent naissance et qu'elles acquièrent les caractères qu'elles présentent, quand le vitellus vient plus tard se déposer autour d'elles.

Le fond de la glande est occupé par des cellules, fondues entre elles de façon à former un protoplasme commun; elles sont distinctes seulement par leur noyau (pl. I, fig. 1, *b*). Ce sont des cellules protoplasmiques sans membrane, dont il est impossible de fixer les limites; ces limites, en effet, n'existent pas: le protoplasme, commun à toutes ces cellules, forme une masse finement granuleuse, dans laquelle un grand nombre de noyaux se trouvent en suspension. On y voit des noyaux à deux nucléoles, d'autres, en voie de multiplication par division (pl. I, fig. 8 *a*).

Près de l'entrée du germiducte, on trouve de grandes et belles cellules (pl. I, fig. 1 *c*), où les diverses parties sont nettement reconnaissables: autour du noyau, on voit une couche protoplasmique nettement délimitée. Quand les noyaux que nous avons reconnus au fond de la glande ont atteint un certain volume, le protoplasme se dépose autour d'eux en une couche plus dense, qui, par là, se différencie nettement des parties voisines, et ainsi les cellules,

primitivement confondues en une masse granuleuse commune, à noyaux distincts, s'isolent et s'individualisent.

Dans le voisinage du point, où s'abouche le canal excréteur de la glande, toutes les cellules ont atteint leur volume définitif et présentent les mêmes dimensions (pl. I, fig. 4 c). Elles constituent alors de grandes cellules dont le diamètre moyen est de $0,027^{\text{mm}}$. Ces cellules ne présentent pas de membrane proprement dite; sous l'influence de la moindre compression, elles affectent des formes très-variées, pour redevenir à peu près sphéroïdales, aussitôt que la pression qu'on exerçait sur elles vient à disparaître. Si on les presse fortement, on les voit s'étendre de plus en plus, mais jamais la rupture brusque d'une membrane ne se manifeste par l'épanchement d'un contenu. D'un autre côté, quoiqu'elles soient très-nettement limitées, on ne peut pas distinguer un double contour autour de ces cellules; elles sont de petites masses protoplasmiques, dont le corps présente peut-être une densité croissante du centre vers la périphérie; mais jamais elles ne sont limitées au dehors par une membrane distincte. Elles renferment un noyau qui mesure un diamètre de $0,014^{\text{mm}}$; il est limité par un contour très-net, et, étant finement granuleux, il est un peu plus opaque que le corps de la cellule. Le noyau renferme un nucléole très-réfringent, dont la forme est assez peu régulière; il mesure environ le tiers ou le quart du diamètre du noyau, et toujours il présente à son centre une tache pâle dont les dimensions varient légèrement (pl. I, fig. 4 et 8).

Le germiducte est un canal étroit dont le diamètre, en certains points du moins, est plus faible que celui des cellules germinatives elles-mêmes. Celles-ci sont obligées de se déformer pour le traverser; quelquefois elles doivent s'allonger considérablement et il serait complètement impossible que deux cellules passassent de front dans ce canal.

Quant à la cause qui fait sortir les cellules de la glande où elles ont pris naissance, et qui les fait progresser dans le germiducte, on la reconnaît, il est presque inutile de le dire, dans la pression que peuvent exercer sur la glande et sur son canal excréteur les fibres musculaires qui garnissent les parois du corps de l'animal; peut-être d'autres fibres sont-elles éparpillées dans le parenchyme du corps. Un peu en deçà du point, où le germiducte

s'abouche dans le commencement de l'oviducte, se trouve un anneau de cils vibratiles sur la fonction desquels je n'ai pu me former une conviction.

Vitellogène. — Le vitellogène est une glande composée d'un grand nombre de petites vésicules arrondies, dont la dimension est un peu moindre que celle du germigène (pl. I, fig. 2, *pg*). Chacune d'elles est pourvue d'un canal excréteur assez court, et tous ceux-ci s'abouchent dans un canal excréteur commun, le vitelloducte (fig. 2, *pd*). Toutes ces vésicules sont disposées, relativement au vitelloducte, comme les folioles d'une feuille composée par rapport au rachis.

Le vitellogène s'étend aux deux côtés de l'animal, tout autour des deux cœcums du tube digestif et le long de la grande ventouse que l'on pourrait considérer comme le pied de l'animal. Arrivé dans le voisinage du germigène, le vitelloducte s'élargit considérablement pour former une sorte de réservoir où s'accumule le vitellus (fig. 2, *ps*). De là part un canal qui s'ouvre à côté du conduit excréteur du germigène, dans la partie inférieure de l'oviducte, où les œufs prennent naissance.

La structure de toutes les petites vésicules, qui par leur réunion constituent le vitellogène, est toujours identique; il suffit d'en décrire une.

Ces vésicules sont formées d'une membrane sans structure, à double contour, tapissée à sa face interne par une couche de cellules épithéliales. Celles-ci, finement granuleuses, renferment un noyau transparent dans lequel se trouve toujours un nucléole unique très-réfringent (pl. I, fig. 4 et 5). Ces cellules se multiplient par division; nous en avons vu qui montraient aussi manifestement que possible la division de leur noyau (fig. 4, *a*). La partie centrale des vésicules est occupée par des cellules épithéliales modifiées, où se sont développés les éléments vitellins. Ceux-ci se forment d'abord tout autour du noyau (fig. 5, *a*) et finissent par remplir plus ou moins complètement les cellules en cachant le nucléus, dont on ne peut plus alors déceler la présence qu'en traitant les cellules par l'eau ou par une solution très-faible d'acide acétique.

Ces cellules présentent une membrane à double contour; et l'on peut démontrer son existence en comprimant les cellules, qui crèvent, dans ces cir-

constances, en laissant échapper leur contenu (pl. I, fig. 6). On reconnaît alors qu'elles renferment un liquide transparent, probablement albuminoïde, soluble dans l'eau, et des granules vitellins, à côté de petites vésicules de graisse. Il n'est pas rare de voir le noyau de la cellule s'échapper en même temps que le liquide. Ses caractères n'ont guère changé, il est resté parfaitement transparent et renferme toujours un nucléole réfringent.

Nous venons de dire que les cellules vitellines renferment, à côté de granules vitellins, de petites gouttelettes de graisse. Dans la plupart d'entre elles le nombre de ces vésicules est très-peu considérable, et leurs dimensions sont extrêmement faibles; mais on en trouve qui sont presque entièrement remplies de gouttelettes de graisse, dont quelques-unes atteignent un volume assez considérable. Dans le vitelloguide aussi bien que dans cette partie dilatée que présente ce canal dans le voisinage du germigène et que l'on peut considérer comme vitellosac, ces cellules présentent encore tous les caractères qu'elles affectaient dans les capsules glandulaires. Elles sont circonscrites par une membrane bien évidente, et renferment, les unes, un liquide transparent tenant en suspension un grand nombre de granules vitellins; les autres, de petites gouttelettes graisseuses. Enfin, elles possèdent encore leur noyau, qui a conservé tous ses caractères.

Le conduit qui part du vitellosac va s'ouvrir à côté du germiducte dans l'extrémité de l'oviducte qui présente des parois très-contractiles; on reconnaît facilement au microscope qu'il s'y produit des mouvements comparables à des mouvements péristaltiques, qui ont probablement ici un double but: celui de façonner les œufs en réunissant les éléments divers qui entrent dans leur composition, et celui de les faire progresser dans l'oviducte.

Quand une *cellule germinative* est lancée dans l'oviducte, on voit un certain nombre de cellules vitellines y pénétrer à sa suite et se disposer autour d'elle de façon à former une sorte d'ellipsoïde, dont l'un des pôles est occupé par la cellule germinative; l'œuf se forme ainsi par la réunion de cellules provenant de deux sources distinctes (pl. I, fig. 3, o). Aussitôt que ces cellules se sont disposées de façon à former, par leur réunion, un ovale plus ou moins régulier, il se dépose autour de cet amas cellulaire une membrane, probablement sécrétée par les grandes cellules, qui tapissent intérieurement l'oviducte.

D'abord mince, incolore et très-peu résistante, cette membrane s'épaissit de plus en plus; sa couleur se fonce davantage; elle acquiert une belle couleur jaune-orangé et sa consistance, d'abord molle, devient de plus en plus ferme. On remarque qu'en un point, situé à l'un des pôles de l'œuf, la matière sécrétée se dépose en quantité plus considérable, de façon à former une saillie tantôt triangulaire, tantôt plus ou moins arrondie; mais au centre de cette saillie se trouve un orifice extrêmement étroit autour duquel la partie épaissie de la coque forme un véritable bourrelet. Cet organe qui, comme nous allons le voir, est un véritable *micropyle*, se trouve toujours au pôle de l'œuf opposé à celui qu'occupe la cellule germinative.

Les spermatozoïdes se meuvent en grand nombre dans l'oviducte, à une certaine distance de cette région où se forment les œufs. Je les ai vus, à plusieurs reprises, réunis en grand nombre autour de ce pôle de l'œuf qui porte le micropyle, tandis que jamais je n'ai vu ce phénomène se produire au pôle opposé. Un véritable cône de spermatozoïdes se trouvait ainsi extérieurement appliqué sur l'œuf (pl. I, fig. 11), et il me semble qu'il est impossible de méconnaître, quand on a vu plusieurs fois ce phénomène se produire sous ses yeux, dans l'épaississement de la coque qui présente au centre un orifice, un *appareil micropylaire*, et dans les manœuvres des spermatozoïdes, le but évident de féconder l'œuf.

Je dois ajouter, cependant, que jamais je n'ai vu de spermatozoïdes pénétrer dans l'œuf par cet orifice; mais la délicatesse extrême des filaments spermatiques et les dimensions considérables de l'œuf sont des raisons qui permettent de croire que des spermatozoïdes ont pu pénétrer dans l'œuf, pendant que je l'avais sous les yeux, sans que j'aie pu parvenir à les apercevoir.

L'œuf des amphistomes se constitue donc :

- 1° D'une cellule protoplasmique à noyau (vésicule germinative) et à nucléole (corpuscule de Wagner) fournie par le germigène;
- 2° D'un certain nombre de cellules vitellines, qui renfermaient encore leur noyau au moment où elles sont venues entourer la cellule germinative;
- 3° D'une membrane unique, produite par sécrétion et qui présente un véritable micropyle.

Cet œuf n'est donc pas une cellule, mais bien un amas de cellules dont l'une, cellule germinative, est fournie par le germigène; les autres sont des cellules vitellines.

Quelle est la signification des diverses parties qui entrent dans la composition de cet œuf? Je traiterai cette question dans la seconde partie de mon travail, après avoir exposé les résultats de mes observations sur le mode de formation de l'œuf et sa constitution dans différents groupes du règne animal.

Développement des Amphistomes. — Quand la coque s'est entièrement consolidée, l'œuf a déjà notablement progressé dans l'oviducte; il a traversé la région peu étendue où se meuvent les spermatozoïdes; les cellules vitellines ont successivement perdu leur forme arrondie et leur contour d'abord si net; il arrive un moment où, après la résorption complète de leur membrane, le contenu de ces cellules se fond en une masse commune qui remplit toute la capacité de l'œuf. Cette masse est formée par un liquide assez visqueux et transparent, tenant en suspension des corpuscules vitellins et des gouttelettes de graisse, et il n'est plus possible de distinguer à ce moment les noyaux des cellules vitellines. Jusqu'ici la cellule germinative était restée au pôle de l'œuf opposé à celui qui présente le micropyle, et elle n'était en contact avec le vitellus que par une partie de sa surface. Quand les cellules vitellines se sont fondues en une masse commune, on voit la cellule germinative s'écarter de la position qu'elle a d'abord occupée, et peu à peu se plonger tout entière dans le liquide vitellin. En même temps que s'opère ce mouvement de translation, elle subit une contraction d'où résulte une diminution du volume de la cellule.

Quand elle est arrivée à une certaine distance du pôle, on voit cette cellule prendre une forme allongée; puis, un sillon apparaît autour de sa petite section, progresser de plus en plus vers le centre et enfin diviser la cellule en deux parties, l'une plus grande, l'autre plus petite. Je ferai remarquer ici que ces modifications successives de la cellule germinative sont tout à fait identiques aux premiers phénomènes embryonnaires qui se produisent dans les œufs, où l'on a observé le fractionnement total du vitellus.

Chez eux aussi, il se produit d'abord une contraction de la masse totale de l'œuf; puis un sillon se forme autour de la masse vitelline; enfin la cellule-œuf se divise en deux portions *de volume inégal*.

On le voit, nos observations ne concordent aucunement avec celles de M. G. Wagener, qui a vu la *vésicule germinative* se diviser pour donner naissance à deux cellules-filles. Nous ne pouvons accepter davantage celles de M. Leuckart, qui a cru voir la multiplication, *par voie endogène*, de cette *vésicule germinative*; pour M. G. Wagener comme pour M. R. Leuckart, la vésicule germinative est le noyau de la cellule fournie par le germigène, et il en résulte que l'un et l'autre font dériver les premières cellules embryonnaires du noyau de la cellule-œuf. Nous avons vu, au contraire, la cellule tout entière se diviser pour donner naissance aux deux premières cellules embryonnaires.

J'ai fait voir plus haut comment la cellule germinative se divise; mais je n'ai pas fait mention dans cet exposé de ce que devient le noyau de cette cellule; c'est qu'en réalité les œufs des Amphistomes, à cause de leur dimension considérable, ne se prêtent guère à cette recherche; il n'est plus possible de reconnaître avec certitude le noyau de la cellule germinative, quand le vitellus l'entoure de toutes parts; mais dans les œufs du *Distoma cygnoïdes*, qui, à raison même de leur petitesse, sont extrêmement favorables pour l'étude du développement, la division du noyau et même celle du nucléole précèdent la division de la cellule germinative.

Il est tout rationnel d'admettre que chez les Amphistomes le même phénomène se produit; ce qui rend chez eux l'observation directe impossible, c'est que la cellule germinative est entourée de toutes parts d'un vitellus granuleux.

Nous avons suivi l'œuf jusqu'au moment où la cellule germinative s'est divisée en deux parties inégales. De la même manière que la cellule primitive s'est divisée en deux portions par la formation d'un sillon qui s'avance de plus en plus vers le centre de la cellule, de même la plus grande des deux cellules-filles va maintenant se diviser. Après s'être préalablement accrue, elle s'allonge en affectant une forme ovale; un sillon apparaît autour de sa petite section et bientôt on reconnaîtra dans l'œuf trois cellules em-

bryonnaires. Pendant ce temps la plus petite des deux cellules-filles de première génération s'est agrandie aux dépens du liquide nutritif qui la baigne; bientôt elle se divisera à son tour.

Déjà la masse vitelline a changé d'aspect : il s'est formé dans son sein des vésicules considérables, englobant d'autres vésicules plus petites et des granules vitellins. Ces vésicules, qu'on peut toujours aisément distinguer des cellules embryonnaires, s'agrandissent pendant toute la suite du développement, et il arrive un moment, où toute la masse vitelline s'est divisée en petites fractions distinctes les unes des autres. Il est presque inutile de faire remarquer que ce phénomène n'a rien de commun avec le fractionnement observé chez les autres animaux, mais qu'on doit le rapprocher du phénomène du *fendillement* que l'on observe dans le vitellus des crustacés et de beaucoup d'autres animaux quand, après la formation du blastoderme, les éléments nutritifs se sont complètement séparés du protoplasma de l'œuf.

Les quatre cellules embryonnaires se multiplient à leur tour par division, après s'être agrandies aux dépens du vitellus, qui leur sert de nourriture. En se multipliant ainsi successivement, ces cellules diminuent de volume, mais la masse totale des cellules augmente, parce que la matière dont se constituait primitivement la cellule germinative s'est accrue de tout ce que les cellules ont enlevé au vitellus pour se l'assimiler.

Bientôt arrive le moment où la masse cellulaire dont se constitue l'embryon se trouve placée d'un côté de l'œuf, le reste du vitellus étant refoulé à l'autre côté. Dès lors l'embryon n'est plus en contact avec la matière vitelline que par une partie de sa surface. Par une multiplication ultérieure des cellules qui le constituent, le volume de l'embryon augmente et la quantité de matières nutritives va constamment en diminuant. Bientôt l'embryon remplira presque à lui seul toute la capacité de l'œuf et toute la masse du vitellus aura été absorbée.

L'embryon se trouve alors constitué de toutes cellules semblables, présentant des dimensions très-appreciables et montrant très-distinctement, si l'on comprime l'embryon, leur noyau et leur nucléole. L'embryon est entouré d'une membrane ciliée. Je n'ai pu observer comment se forme cette membrane, et, du reste, cette question ne rentre en aucune façon dans le

cadre de ce travail. Il me semble qu'il n'est guère possible d'en expliquer l'apparition, à moins d'admettre qu'elle résulte d'une sécrétion des cellules de l'embryon. Toujours est-il qu'elle est en tous points comparable à cette membrane, qui se forme autour de la première couche cellulaire de l'embryon des crustacés; elle émane des cellules du blastoderme et nous l'avons désignée sous le nom de cuticule blastodermique. Il me semble intéressant de faire remarquer que la membrane ciliée des Trématodes se forme bien avant que l'embryon ait atteint son volume normal, et que, quand il est complètement développé, cette membrane est devenue entièrement indépendante de la masse cellulaire dont il se constitue : il peut exécuter des mouvements à l'intérieur de sa robe, et j'ai été témoin plus d'une fois de ce phénomène intéressant.

2° *Distomes.*

De tous les groupes dont se constitue l'ordre des Trématodes, celui des Distomes est certainement le plus riche en espèces. Les formes sont extrêmement variées; et, ce que nous disons des formes, nous pouvons le dire des organes; mais, au milieu de cette variété si grande en apparence, se trouve une uniformité d'organisation et de développement remarquables, ce qui fait de ce groupe des Distomes une division parfaitement naturelle. Dans l'étude de ce genre j'ai choisi pour type le *Distoma cygnoïdes*, que l'on trouve en abondance dans la vessie urinaire de la grenouille verte.

Appareil femelle et formation de l'œuf. — Le germigène constitue, chez cette espèce, une glande assez volumineuse, située un peu plus bas que la grande ventouse ventrale; elle est ordinairement plus ou moins lobulée, et chez les Distomes, comme chez les Amphistomes, j'ai pu distinguer une membrane anhyste, mais rien qui rappelât un épithélion. Le germigène est une cavité remplie par les cellules germinatives, qui présentent des dimensions plus ou moins considérables, toujours en rapport avec l'âge de ces cellules. *Le fond de la glande est encore occupé par un protoplasme à noyaux*; mais, tandis que chez les Amphistomes les toutes jeunes cellules étaient seules capables de se multiplier par division (pl. II, fig. 18 a), nous

voyons ici les germes se diviser encore après qu'ils ont atteint leur volume normal, à un moment où ils pourraient tout aussi bien s'entourer de vitellus pour former des œufs que rester dans la glande où ils ont pris naissance pour servir à la multiplication. Quelques-unes de ces cellules renferment deux noyaux; nous en avons vu d'autres présenter un noyau unique en voie de multiplication, mais pourvu déjà de deux nucléoles; d'autres, enfin, étaient sur le point de se séparer en deux parties distinctes, par un sillon allant de la périphérie vers le centre de la cellule.

Les caractères des cellules germinatives des Distomes sont tout à fait les mêmes que ceux que nous avons signalés pour ces cellules chez les Amphistomes: elles sont dépourvues de membrane cellulaire, quoique limitées par un contour très-net; leur noyau, un peu plus sombre que le corps de la cellule, mesure environ la moitié du diamètre de celle-ci. Le noyau englobe un nucléole unique extrêmement réfringent.

Le vitellogène se prête assez peu à l'étude dans cette espèce; nous avons pu reconnaître cependant que sa structure est la même que celle de tous les Trématodes: cette glande est formée d'une membrane anhyste tapissée d'une couche épithéliale; les cellules se détachent de la paroi quand elles ont atteint un certain degré de développement; il s'y forme alors des éléments vitellins absolument comme nous l'avons décrit chez les Amphistomes; bientôt la cellule ne renferme plus, entre le noyau et la membrane cellulaire, qu'un liquide transparent tenant en suspension des granules vitellins et de petites vésicules de graisse.

Nous avons dit plus haut que chez les Amphistomes les cellules vitellines pénètrent dans l'oviducte et vont se disposer autour de la cellule germinative pour former avec elle un œuf complet; c'est plus tard seulement que les membranes de ces cellules et leurs noyaux sont résorbés et qu'elles se fondent en une masse commune. Une fois qu'elles ont élaboré les éléments dont l'embryon futur doit se nourrir, ces cellules ont joué leur rôle; elles peuvent disparaître en tant que cellules. Chez les Amphistomes cette désorganisation s'opère dans l'œuf; il est évident qu'elle aurait pu se produire avant que la matière nutritive allât entourer la cellule germinative, puisque les cellules vitellines ne jouent, *en tant que cellules*, aucun rôle dans l'œuf des

Amphistomes. Chez le *Distoma cygnoïdes* et beaucoup d'autres Trématodes cette désorganisation des cellules se fait à l'intérieur même des glandes où elles ont pris naissance, et les produits sécrétés à l'intérieur de ces cellules deviennent libres avant d'être excrétés. On ne trouve alors, dans le vitelloducte, que des granules vitellins et de petites gouttelettes graisseuses en suspension dans un liquide albuminoïde.

Les conduits excréteurs du germigène et du vitellogène s'abouchent l'un et l'autre dans l'extrémité de l'oviducte; aussitôt qu'une cellule germinative a pénétré dans l'ootype, une certaine quantité de matière vitelline vient se porter autour d'elle ou plutôt se dispose à l'un de ses côtés. Sous l'influence des contractions péristaltiques qui se produisent dans l'oviducte, en deçà et au delà du point où se trouvent amassés les éléments de l'œuf en voie de formation, ceux-ci affectent une forme ovoïde; bientôt les cellules glandulaires qui tapissent les parois du tube auront sécrété autour du jeune œuf une coque, d'abord peu épaisse et extrêmement peu résistante, mais qui en peu de temps acquiert ses caractères définitifs.

La quantité de matières nutritives contenues dans un œuf est toujours très-minime; c'est tout au plus si elles remplissent la moitié de la capacité de l'œuf. Ce qui est remarquable et extrêmement avantageux pour l'étude du développement, c'est que la matière vitelline n'entoure pas de tous côtés la cellule germinative; elle est accumulée à l'un des pôles de l'œuf, tandis que le pôle opposé est occupé par la cellule germinative, qui, de cette manière, se trouve immédiatement sous la coque (pl. II, fig. 19 et suiv.).

Développement du Distoma cygnoïdes. — C'est grâce à cette particularité que j'ai pu observer avec une grande précision la série des phénomènes qui précèdent la formation de l'embryon.

Le premier phénomène qui se produit dans l'œuf fécondé consiste dans la division du nucléole, qui, comme on le verra plus loin, représente la tache de Wagner; le noyau de la cellule germinative doit être considéré comme l'analogue de la vésicule germinative des autres animaux (pl. II, fig. 21). Les deux nucléoles résultant de cette division sont d'abord accolés; bientôt ils s'écartent l'un de l'autre, et la division du noyau, déterminée par un sillon

qui procède de la périphérie vers le centre, suit celle du nucléole. Chacun des deux demi-noyaux présente la forme d'une demi-sphère; ils sont accolés par leur face plane (pl. II, fig. 22), et avant qu'ils commencent à s'écarter l'un de l'autre, un sillon a déjà paru à la surface de la cellule; bientôt la cellule germinative aura donné naissance à deux cellules-filles, qui présentent d'abord la forme et la disposition qu'affectaient les jeunes noyaux immédiatement après leur division (pl. II, fig. 23). Les deux jeunes cellules sont accolées l'une à l'autre par une large surface. Cette forme et cette disposition des divers éléments de la cellule, peu de temps après leur division, sont d'une grande importance, parce qu'elles démontrent que la multiplication de cette cellule se fait, non point par voie endogène, mais bien par division. Ces faits auraient une importance plus décisive, si j'avais vu la division se produire sous mes yeux; mais le développement de ces œufs n'ayant jamais continué sur le porte-objet du microscope, j'ai dû me borner à l'étude, aussi précise que possible et répétée sur un grand nombre d'individus, de tous les œufs situés dans la partie terminale de l'oviducte. Après l'examen minutieux de ces œufs, il était possible de tirer des conclusions certaines, et il n'est pas rare d'avoir à la fois sous les yeux un nombre d'œufs suffisant pour que l'on puisse d'un seul coup d'œil embrasser toutes les phases des premières modifications embryonnaires. La multiplication par division de la cellule germinative, commençant par celle de son nucléole et de son noyau, qui représentent le corpuscule de Wagner et la vésicule de Purkinje, ne peut être révoquée en doute; les deux premières cellules embryonnaires résultent de la division de la cellule-œuf et ne se forment pas, comme l'ont cru M. G. Wagner et M. Leuckart, par voie endogène à l'intérieur de la vésicule germinative. Je n'ai jamais vu aucune trace de membrane commune autour des deux cellules-filles.

L'une des deux cellules-filles se conduit bientôt absolument comme celle qui leur a donné naissance; elle se divise à son tour et sa multiplication commence par la division du nucléole. Aussitôt que cette première cellule s'est multipliée, l'autre va donner lieu au même phénomène, et ainsi aux dépens des deux premières cellules embryonnaires il s'en forme quatre.

La matière nutritive reste généralement condensée à l'un des pôles de

l'œuf et donne lieu à un phénomène tout à fait analogue à celui que j'ai observé chez un grand nombre de crustacés et que j'ai désigné sous le nom de fendillement (pl. II, fig. 23 et 24). La matière nutritive se divise en un certain nombre de petites masses irrégulières. Quelquefois, cependant, le vitellus, au lieu d'occuper l'un seulement des pôles de l'œuf, est divisé en deux portions, et dans ce cas, la cellule germinative ou ses dérivés se trouvent entre les deux amas nutritifs, mais sans être complètement recouverts néanmoins par la substance vitelline.

Les quatre cellules embryonnaires continuent à se multiplier et se nourrissent aux dépens des éléments vitellins; la masse cellulaire augmente donc en même temps que le nombre des cellules, tandis que leur dimension diminue. Elles finissent par remplir une grande partie de la capacité de l'œuf, et, à un moment donné, on voit une membrane commune se former tout autour de l'embryon, qui se constitue de l'ensemble des cellules formées successivement aux dépens de la cellule germinative primitive. Cette membrane, toute couverte de cils vibratiles, se forme bien avant que la substance nutritive ait été entièrement absorbée, et les cils vibratiles qui la recouvrent se meuvent dans le reste de la substance nutritive entièrement liquéfiée qui baigne l'embryon.

Pendant que l'embryon se développe, tous les diamètres de l'œuf s'accroissent simultanément et quand il a atteint son entier développement, l'œuf présente des dimensions à peu près doubles de celles qu'il possédait au début de son évolution.

J'ai pu observer des phénomènes tout à fait semblables à ceux que je viens d'exposer, sur les œufs d'un distome nouveau, que j'ai trouvé dans l'intestin grêle du *Mugil capito*. Ce Distome est extrêmement remarquable sous bien des rapports, et le fait de son viviparisme excite particulièrement l'intérêt. Le volume des œufs change considérablement au fur et à mesure que l'embryon se développe. Il est très-facile d'ouvrir les œufs par une légère compression exercée sur la lame à recouvrir, et l'on voit alors l'embryon, couvert de cils vibratiles très-allongés, se mouvoir librement dans l'eau. En étudiant l'embryon de cette espèce, j'ai pu assister à ce phénomène curieux, que je signalais également en faisant la description des

embryons des Amphistomes : l'embryon proprement dit est complètement indépendant de la membrane ciliée dont il est recouvert comme d'un manteau, et il n'est pas rare de le voir se mouvoir à l'intérieur de cette robe vivante. Après avoir perdu son enveloppe ciliée, l'embryon va devenir le Sporocyste, et j'ai vu plusieurs fois à l'intérieur de l'embryon cilié un certain nombre de grandes cellules, qui sont très-probablement les germes des Cercaires qui vont naître du futur Sporocyste.

II. — TRÉMATODES MONOGENÈSES.

1^{er} GENRE POLYSTOMA.

Ce genre remarquable ne renferme qu'une seule espèce : c'est le *Polystoma integerrimum*, qui habite la vessie urinaire de la grenouille rousse (*Rana temporaria*); cette espèce est aussi abondante que le *Distoma cygnoïdes* dans le même organe chez la grenouille verte. D'autres espèces ont été anciennement placées à côté du Polystome de la grenouille dans un seul et même genre : c'est le cas, par exemple, pour le *Polystoma appendiculatum* (Kuhn) qui habite les branchies de plusieurs espèces de squales. Mais aujourd'hui on en a fait, avec beaucoup de raison, un genre tout à fait distinct sous le nom d'*Onchocotyle*. Toute l'organisation du Polystome s'éloigne de celle de l'*Onchocotyle*; l'appareil femelle présente, dans ces deux genres, des caractères complètement différents, et l'œuf du Polystome ne ressemble aucunement à celui de l'*Onchocotyle*.

Il est étonnant que l'œuf de cette espèce, si commune dans la grenouille rousse, soit encore entièrement inconnu, alors que bien des naturalistes éminents, tels que Rudolphi, Bremser, von Baër, Van Beneden, Blanchard et Pagenstecher, se sont occupés de l'étude de cet animal.

M. P.-J. Van Beneden ¹ reconnaît n'avoir jamais trouvé d'œufs mûrs dans

¹ Recherches sur les Bdelloides ou Hirudinées et les Trématodes marins, par P.-J. Van Beneden et Hesse, MÉMOIRES DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE, 1865.

cette espèce, et il ajoute : « nous ne voyons, du reste, qu'un seul auteur qui en fasse mention, et encore ces œufs sont-ils d'avant la ponte et non entièrement formés. » L'auteur auquel il est fait allusion dans ce passage est M. Pagenstecher ¹. Mais les dimensions qu'il donne de la vésicule germinative et divers autres faits qu'il avance relativement à la constitution de l'œuf, prouvent à l'évidence que M. Pagenstecher n'a pas vu le corps reproducteur de ce Trématode; il a confondu avec l'œuf les cellules fournies par le germigène (cellules germinatives) ².

Appareil sexuel femelle. — Le germigène a une forme ellipsoïdale et se fait remarquer tout d'abord par sa transparence, qui contraste avec l'opacité de tout le reste du corps. Il est situé un peu au-dessous du bulbe pharyngien et occupe presque toute l'épaisseur en même temps que la plus grande partie de la largeur du corps.

Le fond de la glande est occupé par les éléments cellulaires les plus jeunes, et c'est dans cette partie seulement de l'organe que les germes se multiplient. Les noyaux, toujours très-distincts et complètement transparents, tiennent en suspension un nucléole assez considérable, où l'on distingue constamment une tache pâle; ils sont maintenus en suspension dans une masse protoplasmique commune, finement granuleuse. Le protoplasme ne se condense autour des noyaux et les cellules ne s'individualisent que quand les nucléus ont atteint un certain volume et qu'ils ne doivent plus servir à la multiplication. Mais aussi longtemps qu'ils se trouvent en suspension dans la masse protoplasmique commune, ces noyaux se multiplient, et on voit la division du nucléole toujours précéder celle du noyau.

¹ *Trematodenlarven und Trematoden*, Heidelberg, 1857, page 48.

² La vésicule germinative mesurait, d'après lui, 0,02 à 0,025^{mm} et l'œuf 0,035^{mm}. L'œuf serait donc à peine plus grand que la vésicule germinative. Nous avons figuré l'un à côté de l'autre (pl. II, fig. 7), une vésicule germinative et un œuf vus au même grossissement. On peut juger par là de l'inexactitude des données du savant professeur d'Heidelberg. — M. Pagenstecher ajoute : « *Bei ihrer Farblosigkeit sind sie bei der dicken schmutzig weissichen Körpermasse und dem dunkelen Darminhalt schwer zu beobachten.* » — Cette phrase démontre que l'auteur a pris les cellules germinatives pour l'œuf tout entier. L'œuf des Polystomes, très-volumineux et pourvu d'une coque chitineuse, est aussi facile à trouver que celui de n'importe quel Trématode.

Peu à peu le protoplasme se délimite en une couche distincte autour des noyaux, et cette délimitation semble résulter de la formation de fissures s'avancant progressivement de la périphérie vers le centre de la glande. On s'explique très-bien par là comment il se fait que les jeunes cellules germinatives se montrent, à un moment donné, insérées autour d'une masse protoplasmique centrale, que l'on peut comparer, sous tous les rapports, au rachis autour duquel sont insérés les œufs dans un grand nombre de Nématodes. Si l'on fait une coupe du germigène perpendiculairement à sa longueur, vers le milieu de la glande, on voit que les cellules en remplissent toute la cavité et qu'elles y affectent une forme et une disposition toutes particulières : elles ont chacune une forme pyramidale, et toutes ces pyramides sont disposées de telle manière que leur axe est dirigé perpendiculairement au grand axe de la glande; elles tournent leur base vers la surface du germigène, leur sommet vers l'axe central, et il en résulte que les cellules d'une même section affectent une disposition rayonnée. On reconnaît évidemment ici le principe d'économie de la nature. Une certaine quantité de place serait perdue si la différenciation se produisait ici comme chez d'autres animaux, où le germigène affecte une forme toute différente; si la division du protoplasme résultait d'une condensation, se produisant à la fois sur tout le pourtour des noyaux, il en résulterait, pour chacune des cellules, une forme sphéroïdale, et, à cause des dimensions considérables des cellules germinatives, il y aurait nécessairement une grande perte de place. Pour économiser celle-ci, il y avait deux moyens : donner à chaque cellule une forme polygonale, ou bien, à la fois une forme pyramidale ou conique et une disposition rayonnée. Les deux moyens ont été réalisés : le premier chez la plupart des Trématodes et des Crustacés; chez les Polystomes comme chez les Nématodes la nature a appliqué le second, en introduisant ainsi de la variété dans ses moyens.

Dans le voisinage du point d'où part le conduit excréteur de la glande, les cellules germinatives, complètement séparées les unes des autres, présentent une forme parfaitement arrondie et des dimensions uniformes, toujours très-considérables (de 0,02 à 0,025^{mm}). Elles constituent de magnifiques cellules protoplasmiques dépourvues de membrane. Le protoplasme est finement granuleux et par là assez foncé. Le noyau mesure environ les deux cin-

quièmes du diamètre de la cellule; il est complètement transparent et possède un grand nucléole qui atteint jusqu'à 0,003 de diamètre. On trouve presque toujours au centre de celui-ci une tache claire dont nous avons également signalé l'existence dans les œufs des Amphistomes.

Le diamètre du germiducte est plus petit que celui des cellules germinatives; de là, la nécessité pour ces cellules de s'allonger pour traverser ce canal. Le germiducte est court et s'ouvre dans l'extrémité postérieure de l'oviducte où se forment les œufs.

Vitellogène. — Cet organe, extrêmement développé chez les Polystomes comme chez tous les Trématodes supérieurs, envahit presque tout le corps de l'animal, depuis le bulbe pharyngien jusqu'aux ventouses postérieures. Il se constitue d'un grand nombre de cœcums ramifiés, s'ouvrant dans deux larges canaux que l'on peut considérer comme vitellogènes. Cet appareil cache en grande partie les ramifications du tube digestif.

La structure du vitellogène est la même que celle de tous les autres Trématodes; le vitellus se forme dans des cellules glandulaires qui grandissent et s'obscurcissent progressivement, à mesure que les granulations vitellines et les gouttelettes de graisse s'y développent. Leur noyau transparent, à nucléole réfringent, ne s'accroît pas en même temps que la cellule; il conserve à peu près le même diamètre dans tout le cours de l'évolution de la cellule.

OEuf. — Les œufs sont extrêmement volumineux. Je n'ai jamais trouvé plus de douze à quinze œufs à la fois dans le corps de l'animal: ils sont évacués peu de temps après leur formation.

C'est dans la partie postérieure de l'oviducte qu'un certain nombre de cellules vitellines viennent se disposer autour d'une cellule germinative et qu'une coque se forme autour de cet amas cellulaire. L'œuf a une forme ovale, et sa membrane ne présente aucun prolongement filiforme, comme on en observe dans la plupart des Trématodes supérieurs. On trouve cependant à l'un de ses pôles un petit épaississement de la coque qui représente morphologiquement les prolongements filiformes de l'œuf des Trématodes monogènes.

La cellule germinative occupe primitivement un des pôles de l'œuf, mais la désorganisation des cellules vitellines s'opère peu de temps après la formation de la coque, et alors la cellule germinative s'écarte du pôle où elle se trouvait d'abord; peu à peu elle se plonge dans la substance nutritive. On reconnaît encore très-bien à ce moment dans l'ovule (*cellule germinative*) le noyau clair (*vésicule germinative*) qui a conservé toute sa transparence, et les contours de la *cellule germinative* n'ont rien perdu de leur netteté.

Il est bien étonnant que cet œuf, si volumineux et par là si facilement reconnaissable des Polystomes, n'ait pas été trouvé par les divers helminthologistes qui se sont occupés de l'étude de cet animal. Peut-être cela tient-il à ce que la ponte n'a pas lieu chez ces animaux pendant toute l'année; c'est au cœur de l'hiver (en décembre 1867), à une époque où l'on se procure difficilement des grenouilles, que j'ai fait ces recherches sur les Polystomes. Il est probable que ces animaux n'ont pas souvent été étudiés à cette époque de l'année.

2^e GENRE UDONELLA.

La plupart, sinon tous les Trématodes, vivent en parasites; les uns habitent les cavités internes, les autres se fixent sur la surface du corps d'animaux appartenant aux classes supérieures, spécialement à celle des poissons. Un fait de parasitisme des plus remarquables, c'est celui que présentent les Udonelles, qui vivent en parasites, non sur des poissons, mais sur des Lernéens, qui eux-mêmes vivent en parasites sur d'autres animaux. Les Udonelles sont des parasites vivant sur des parasites.

Ces animaux, qui doivent être rangés dans le groupe des Trématodes supérieurs ou monogènes, se prêtent d'une manière toute particulière à l'étude microscopique : leur petitesse et leur transparence rendent possibles, sans dissection préalable, les recherches anatomiques que l'on veut faire sur eux, et cette circonstance qu'ils attachent leurs œufs sur le corps même des Caliges ou des Anchorelles sur lesquels ils ont élu domicile, rend très-facile l'étude de leur développement : on peut souvent se procurer sur un seul Calige des embryons à tous les degrés de développement.

L'appareil sexuel femelle, le seul dont il soit nécessaire de dire un mot ici, se constitue d'un germigène de forme arrondie; situé au-devant du testicule, il atteint à peine le quart du volume de la glande sexuelle mâle. Le germigène est rempli de grandes et belles cellules protoplasmiques, à noyau clair et transparent pourvu d'un nucléole volumineux. Ce nucléole réfracte fortement la lumière et présente, comme chez les autres Trématodes, une tache claire. La cellule mesure environ $0,027^{\text{mm}}$; le noyau atteint à peine $0,01^{\text{mm}}$ et le nucléole, très-considérable relativement au noyau, n'a pas moins de $0,0075^{\text{mm}}$.

Le vitellogène se constitue d'un certain nombre de cœcums qui déversent leur produit dans deux canaux distincts; ceux-ci se portent en convergeant vers l'entrée de l'oviducte, en même temps que le conduit excréteur du germigène. Les vitellogènes, dont la structure n'offre rien de particulier, donnent naissance à des cellules de $0,013^{\text{mm}}$ de diamètre, dont le noyau transparent est relativement fort petit ($0,05^{\text{mm}}$). Elles sont circonscrites par une membrane et s'avancent, ainsi constituées, jusque dans l'oviducte, où elles vont se disposer autour d'une cellule germinative. L'œuf, toujours volumineux, s'entoure d'une coque épaisse, présentant à l'un de ses pôles un filament très-allongé qui se termine par une petite expansion en forme d'entonnoir destinée à permettre à l'œuf de s'attacher solidement au corps du Calige.

Quand l'œuf est nouvellement formé, on distingue encore souvent dans les cellules vitellines qui constituent la plus grande partie de sa masse, le noyau transparent dont nous avons signalé l'existence; la désorganisation de ces cellules a lieu plus tard. Il est à remarquer que dès le début la cellule germinative est entourée de toutes parts de la substance nutritive qui doit la nourrir, elle et ses descendants.

Développement des Udonelles. — L'œuf nouvellement formé se constitue, tant qu'il reste dans l'oviducte, d'une cellule germinative autour de laquelle se trouvent rangées un grand nombre de cellules vitellines. Autour de cet amas cellulaire s'est déposée une coque pourvue d'un long filament. Après la ponte, les œufs s'attachent sur le corps du Crustacé qu'habitent les Udo-

nelles, et dans tous ces œufs, même dans les plus jeunes, la cellule germinative se montre entourée d'une masse vitelline commune, où il n'est plus possible de distinguer de cellules distinctes. La désorganisation des cellules vitellines est donc le premier phénomène qui se produise dans l'œuf fécondé. A ce moment les contours de la cellule germinative sont devenus moins distincts; elle ne se détache plus aussi nettement au milieu de la masse qui l'entoure, ce qui peut fort bien s'expliquer en admettant que le liquide qui la baigne présente à peu près la même densité qu'elle; mais comme elle ne tient pas en suspension de globules opaques, on peut encore parfaitement la reconnaître et même saisir obscurément ses limites.

Le noyau qu'elle renferme et qui représente la vésicule germinative n'a plus des contours nettement reconnaissables; mais il apparaît encore comme une tache plus pâle.

J'ai vu sur le porte-objet du microscope un de ces œufs continuer son développement pendant quelque temps : deux taches apparaissent dans la cellule et immédiatement après celle-ci se diviser (pl. III, fig. 8). Peu de temps après la division de la cellule, il ne m'a plus été possible de distinguer leur noyau; mais je ne crois pas qu'on puisse en conclure que ces noyaux disparaissent. Dans le *Distoma cygnoïdes*, où évidemment l'œuf est constitué de la même manière, ces noyaux ne disparaissent pas, mais se divisent absolument comme le noyau de la cellule primitive, et je crois qu'on doit admettre que chez les Udonelles la disparition de ces noyaux n'est qu'apparente; la couche de substance nutritive granuleuse qui entoure ces cellules rend l'observation moins facile chez les Udonelles que chez le Distome, et peut-être une modification physique ou chimique dans la substance protoplasmique des cellules embryonnaires vient-elle encore augmenter la difficulté de l'observation.

L'œuf qui m'a montré bien manifestement la division de la cellule germinative ne s'est pas développé davantage. Les Udonelles, comme les Caliges qui les hébergent, sont habitués à vivre dans une eau extrêmement aérée, et, malgré tous nos efforts, nous n'avons pas réussi à les tenir assez longtemps en vie pour pouvoir étudier, sur un même œuf, la série des premiers phénomènes embryonnaires. On sait qu'on trouve communément de ces Ler-

néens sur les Gades, logés dans la cavité de la bouche de ces poissons voraces; là ils se trouvent plongés dans un courant d'eau aérée qu'il serait difficile de reproduire artificiellement.

Mais en examinant un grand nombre d'œufs, j'ai trouvé toutes les phases du développement, à partir du moment où l'œuf renferme deux cellules embryonnaires. J'ai rencontré des œufs qui en présentaient quatre; ces cellules se divisent à leur tour et se nourrissent aux dépens de la substance vitelline qui les baigne. Pendant que la masse cellulaire augmente, la quantité de matières nutritives diminue constamment. Mais, tandis que chez les Trématodes digenèses il se forme dans l'œuf un embryon cilié, dont la forme n'a rien de commun avec celle de l'animal dont il provient, nous voyons chez les Trématodes supérieurs ou monogénèses, un développement direct, comme l'a montré pour la première fois M. P.-J. Van Beneden, dans son mémoire sur les vers intestinaux. Il est inutile pour nous de décrire l'ordre et le mode d'apparition des divers organes; ce problème a été résolu par M. P.-J. Van Beneden, et, du reste, cette question ne rentre pas dans le cadre de ce travail. Le seul point important pour nous, c'est de savoir quelles sont les relations qui existent entre l'œuf et les premières cellules de l'embryon, et ce point intéressant avait été complètement négligé.

L'œuf de tous les Trématodes supérieurs présente absolument la même composition et le même mode de formation; les seules différences consistent en ce que la désorganisation totale des cellules vitellines se fait tantôt dans le vitelloducte, voire même dans la glande où ces cellules ont pris naissance; plus souvent les cellules vitellines ont conservé leur forme primitive, au moment où elles vont entourer la cellule germinative; mais elles sont déjà en voie de décomposition: leur noyau a disparu et leur membrane est déjà ramollie au point de ne plus présenter aucune consistance; d'autres fois encore, comme cela a lieu chez les Udonelles, les cellules vitellines conservent quelque temps dans l'œuf tous leurs caractères propres, et la désorganisation ne s'opère que beaucoup plus tard. Mais nous croyons pouvoir établir d'une manière tout à fait générale que la substance nutritive de l'œuf se forme toujours dans les cellules épithéliales des glandes vitellogènes.

La dimension des œufs varie considérablement; mais leur forme est généralement ovale. La coque présente des caractères extrêmement variés : dans la plupart des Trématodes digenèses, Monostomes, Distomes, Amphistomes, etc., la coque ne possède aucun filament qui puisse servir à amarrer l'œuf. Il en est de même de quelques Trématodes supérieurs : il me suffira de citer comme exemple l'œuf du Polystome que j'ai décrit plus haut, et celui d'un animal nouveau très-voisin des Octobothrium, que j'ai trouvé sur les branchies du *Gadus Molua*. Le caractère tiré de l'existence d'un prolongement filiforme à chacun des pôles de l'œuf ne peut pas être assigné, ainsi qu'on l'a cru quelquefois ¹, comme caractéristique pour la famille des Octobothrium, puisque chez le Trématode du *Gadus Molua*, véritable Octocotyle, les œufs sont dépourvus de ce filament.

Mais les œufs de certains Distomes et de la plupart des Trématodes ectoparasites présentent, soit à l'un de leurs pôles, soit à tous les deux à la fois, un prolongement filiforme dont la longueur est très-variable et qui, étant diversement enroulé, donne à l'œuf des aspects fort différents. Les œufs de la plupart des Octobothrium portent un prolongement à chacun de leurs pôles. L'œuf du Dactycotyle mérite d'être signalé pour la longueur excessive de l'un de ces filaments, qui se termine par une petite expansion en forme d'entonnoir, tandis que l'autre, beaucoup plus court, est plus ou moins enroulé en crosse à son extrémité et se termine par une sorte de crochet, déterminé par un coude brusque que forme son extrémité ²; dans son travail sur le développement des vers intestinaux, G. Wagener ³ a figuré les œufs du *Diplozoon paradoxum*, qui, pour la longueur énorme du filament que l'œuf porte à l'un de ses pôles, comptent également parmi les plus remarquables. Une forme, qui, pour l'aspect extérieur, s'éloigne assez notablement de toutes celles que nous venons de citer, est celle des œufs d'Épibdelles

¹ Van Beneden et Hesse, *Recherches sur les Bdellodes ou Hirudinées et les Trématodes marins*. MÉM. DE L'ACAD. DE BELG., 1863, page 96.

² Ed. Van Beneden, *Genre Dactycotyle*, etc. BULLETINS DE L'ACAD. ROYALE DE BELG., 2^{me} série, tome XXV, 1868.

³ G. Wagener, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer*. — *Natuurk. verh. van de Holl. Maatsch. der wetensch. te Haarlem*, 1837.

dont la composition et le mode de formation ne diffèrent cependant en rien de ceux des autres Trématodes ¹.

Je résume en quelques mots les résultats principaux de mes recherches sur le mode de formation de l'œuf des Trématodes, sur sa composition et les premiers phénomènes qui s'accomplissent dans l'œuf fécondé.

I. — FORMATION DE L'OEUF.

1° Deux glandes distinctes, un germigène et un vitellogène, concourent toujours, chez les Trématodes, à la formation de l'œuf;

2° Le germigène donne naissance à des cellules protoplasmiques dépourvues de membrane, dont le noyau toujours bien développé renferme un nucléole qui présente généralement une tache claire plus ou moins considérable.

Ces cellules se forment aux dépens d'un protoplasme commun à noyaux, qui, peu à peu, se divise autour de ces noyaux pour former autour de chacun d'eux une couche distincte; les cellules individualisées ne sont autre chose que de petites masses protoplasmiques sans membrane, dont le noyau représente la vésicule germinative;

3° Les cellules épithéliales du vitellogène donnent naissance à une substance nutritive que l'on a désignée sous le nom de vitellus. Ces cellules, en se désorganisant, mettent en liberté leur contenu, consistant en un liquide transparent, soluble dans l'eau, qui tient en suspension des éléments réfringents, des granules vitellins et des gouttelettes de graisse. Cette désorganisation des cellules vitellines peut se faire avant que l'œuf soit formé, ou bien aussi, après que les cellules sont venues se disposer autour de la cellule germinative;

4° L'œuf se forme par la réunion, dans une coque commune, d'une cellule protoplasmique (germe, cellule germinative) et d'une certaine quantité de substance nutritive.

¹ Van Beneden, *Mémoire sur les vers intestinaux*. Paris, 1858. Planche III.

II. — COMPOSITION DE L'OEUF.

Chez tous les Trématodes l'œuf se constitue :

1° D'une vésicule germinative englobant un corpuscule réfractant fortement la lumière, qui représente la tache de Wagner ;

2° D'une couche de protoplasme, qui entoure immédiatement la vésicule germinative ;

3° D'une quantité plus ou moins considérable de substance nutritive ; on l'a désignée sous le nom de vitellus, et elle prend naissance dans la glande qu'on a appelée vitellogène ;

4° D'une coque, de nature chitineuse, dont les caractères sont extrêmement variables, mais qui est toujours un produit de sécrétion des cellules glandulaires de l'oviducte.

III. — DÉVELOPPEMENT.

Le développement des Trématodes commence par la multiplication par division de la *cellule germinative*. Le nucléole se divise d'abord, le noyau subit bientôt le même phénomène, et enfin le corps protoplasmique de la cellule se segmente. Il se forme ainsi deux cellules embryonnaires, qui proviennent de la *cellule germinative* par voie de division. La substance nutritive de l'œuf reste entièrement indépendante de cette division et n'y prend aucune part. M. G. Wagener et M. Leuckart ont cru, bien à tort, que ces *premières cellules* proviennent de la multiplication par voie endogène de la *vésicule germinative*, qui n'est qu'un *noyau de cellule*. Les cellules-filles se multiplient à leur tour et se nourrissent aux dépens de la substance vitelline qui les baigne et que l'on voit diminuer peu à peu ; la multiplication des cellules continuant, il arrive un moment où la coque est entièrement remplie par un amas de cellules, qui proviennent toutes de la cellule germinative et qui ont fini par absorber complètement la substance nutritive fournie par le vitellogène. Chez les Trématodes digenèses, l'embryon s'entoure d'une membrane ciliée, tout à fait indépendante de la masse cellulaire de l'embryon. Les Trématodes supérieurs, au contraire, sont à développement direct, et l'embryon, au moment de sortir de l'œuf, a déjà la forme de l'adulte.

II. — CESTOÏDES.

HISTORIQUE.

Il me semble fort inutile de rappeler ici tout ce que les anciens helminthologistes ont écrit sur l'appareil sexuel de ces animaux, dont l'étude offre des difficultés vraiment exceptionnelles. Il suffira de rappeler ce que M. von Siebold dit, dans son manuel d'anatomie comparée, au sujet de l'organisation de l'appareil femelle des vers cestoïdes. Il expose en quelques mots l'état des connaissances acquises alors sur la constitution de cet appareil, et il reconnaît tout d'abord que, chez les Cestoïdes, les organes génitaux ont des parois tellement minces et si intimement unies au parenchyme du corps, qu'il n'a pas encore été possible de déterminer complètement leur structure et leur disposition. Les organes mâles et femelles se répètent une multitude de fois, à la file les uns des autres, et chaque anneau renferme en même temps ces deux appareils. L'illustre helminthologiste soupçonnait déjà que les organes sécréteurs du vitellus et des vésicules germinatives pourraient bien être distincts chez les Cestoïdes comme chez les Trématodes; mais cette supposition ne reposait pas sur l'observation directe. M. Creplin, en parlant, dans les notes qu'il ajouta au mémoire de M. Steenstrup ¹ sur l'*Hermaphrodisme dans la nature*, des connaissances alors acquises sur l'appareil sexuel des Cestoïdes, reconnaît aussi que cet appareil reste encore à débrouiller.

Depuis cette époque, M. Blanchard éclaircit différents points relatifs à l'organisation des Cestoïdes, que ses prédécesseurs avaient laissés dans l'obscurité.

Mais c'est le travail de M. P.-J. Van Beneden ², *Sur les vers Cestoïdes ou Acotyles*, qui a fait connaître l'organisation de ce groupe de vers et qui a servi de point de départ et de base pour toutes les recherches dont ces animaux ont été ultérieurement l'objet. Pour ce qui concerne l'appareil sexuel femelle de ces animaux, il montra que chaque segment, individu distinct, est her-

¹ Steenstrup, *Das Vorkommen der Hermaphroditismus*, 1846, p. 110.

² P.-J. Van Beneden, *Les vers Cestoïdes ou Acotyles*. T. XV des MÉMOIRES DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE. Bruxelles, 1850.

maphrodite, et que l'appareil sexuel se constitue essentiellement de deux glandes distinctes, le germigène et le vitellogène. Au sortir de la glande où elles ont pris naissance, les cellules germinatives s'entourent d'une certaine quantité de matière vitelline, et une membrane se forme autour de l'œuf dans l'organe qui a été désigné sous le nom de *ootype*.

Un grand nombre d'observations nouvelles, confirmant complètement ces premiers résultats, furent publiées dans le Mémoire de M. P.-J. Van Beneden, qui, en 1853, obtint de l'Institut de France le grand prix des sciences physiques. Dans leurs travaux helminthologiques, MM. von Siebold, Küchenmeister, Leuckart et G. Wagener ont fait l'étude anatomique d'un grand nombre de genres, et la connaissance de la constitution de l'appareil générateur femelle des Cestoïdes fut définitivement acquise.

Dans le traité d'helminthologie qu'il publie en ce moment, sous le titre : *Die menschlichen Parasiten*, M. Leuckart résume les connaissances actuelles sur la constitution de l'appareil générateur femelle et les premiers phénomènes embryonnaires des Cestoïdes. Voici comment il s'exprime : « Allerdings besitzen auch unsere Bandwürmer ein Ovarium, aber dieses liefert blos *die Eikeimen ohne Dotter und Schale* weshalb man es denn auch gewöhnlich nicht als Eierstock sondern (nach dem Vorgange von Siebold's) als Keimstock bezeichnet. Die Dottermasse wird in einem besondern sog. Dotterstocke bereitet, der zu den Seiten des Eierstockes gelegen ist, und neben den Windungen des Uterus mehr oder minder weit emporsteigt ¹. »

On le voit, depuis 1850, la manière de considérer l'appareil sexuel des Cestoïdes n'a guère varié; aujourd'hui encore, on le considère comme formé de deux glandes, dont l'une fournit les germes des œufs, l'autre, le vitellus.

Quant aux observations faites sur les premiers phénomènes embryonnaires des vers rubanés, j'aurai à citer les observations de M. Kölliker sur le développement des Bothriocéphaliens, et celles de M. Leuckart sur celui des Téniers.

J'exposerai successivement les recherches que j'ai pu faire : 1° sur la constitution de l'appareil sexuel femelle des Cestoïdes et sur le mode de for-

¹ *Die menschlichen Parasiten*. Erster Band. S. 182.

mation de l'œuf; 2° sur sa constitution; 3° sur les premiers phénomènes embryonnaires et sur la question de savoir comment les premières cellules embryonnaires dérivent de l'œuf.

I. — APPAREIL SEXUEL FEMELLE ET MODE DE FORMATION DE L'ŒUF.

Comme on le voit par ce que nous venons de dire, l'organisation des Cestoïdes ne fut connue que bien longtemps après celle des Trématodes; c'est que l'étude de ces vers présente des difficultés exceptionnelles, et les organes sexuels, qui prennent dans tous les vers un si énorme développement, atteignent chez les Cestoïdes le plus haut degré de complication.

Il est définitivement acquis aujourd'hui que ces animaux, qui, en apparence, ne présentent avec les Trématodes aucune analogie, n'en diffèrent, en réalité, que par des caractères accessoires. L'appareil sexuel femelle, en particulier, est organisé, dans ces deux groupes, d'après un plan à peu près uniforme. Chez les Cestoïdes comme chez les Trématodes, l'appareil reproducteur se complique par la division du travail, et deux glandes distinctes concourent à l'élaboration des éléments constitutifs de l'œuf. Un germigène existe dans ces deux ordres de Cotylides et cet organe remplit partout la même fonction et présente toujours la même structure. On peut en dire autant du vitellogène: cette glande sécrète toujours le même produit, qui se forme d'après un procédé uniforme.

Mais si le germigène des Cestoïdes est analogue à celui des Trématodes, il y a lieu de se demander si les produits ne sont point identiques et si cette glande ne fournit point, chez les uns comme chez les autres, de véritables cellules. Cette question si importante n'a point été résolue jusqu'ici, et c'est sa solution que nous avons spécialement recherchée dans nos études sur ce groupe de vers.

L'appareil sexuel de tous les Cestoïdes se ramène, en dernière analyse, à un seul et même type; les modifications qu'on y rencontre se rapportent aux parties accessoires de l'appareil sexuel: les Bothriocéphalides se distinguent des Téniers en ce que chez eux le vagin sert en même temps de matrice et d'oviducte, tandis que chez les Téniers il existe une matrice spéciale. Mais ces différences ne sont pas essentielles: les glandes qui sécrètent

les éléments constitutifs de l'œuf sont identiques dans ces deux types de Cestoïdes; chez tous, deux glandes distinctes concourent à la formation de l'œuf.

M. Van Beneden a établi chez les Cestoïdes une division parallèle à celle qui sépare naturellement les Trématodes: il existe pour lui un groupe de Cestoïdes monogénèses, représenté par un genre qui ne comprend qu'une seule espèce, le *Caryophylleus mutabilis*. Le groupe des Cestoïdes digénèses comprend tous les autres Cestoïdes, qu'on peut ranger en deux groupes: les Bothriads et les Ténien. Le *Caryophylleus* présente, du reste, la même organisation que celle des autres Cestoïdes, au moins pour ce qui concerne l'appareil reproducteur.

Une même espèce ne se prête pas toujours également bien pour l'étude de toutes les parties de l'appareil reproducteur: on pourra parfaitement reconnaître la conformation et la structure du germigène dans tel genre, où le vitellogène se prête très-peu aux investigations; mais comme l'organisation présente chez tous ces animaux une si grande uniformité, on peut arriver à la connaissance complète de la composition et de la structure de l'appareil, en étudiant un organe chez telle espèce, un autre dans une espèce différente.

Germigène. — Le *Caryophylleus* est un des Cestoïdes où l'on peut le plus facilement reconnaître la composition de cette glande essentielle de l'appareil générateur. Le germigène, de forme arrondie, quelquefois légèrement lobulé, a un volume peu considérable (pl. IV, fig. 1 *gg*); il est situé près de l'extrémité postérieure du corps, entre les deux vitellogènes (*pg*), et possède un canal excréteur, dont les parois sont d'une extrême délicatesse (*gd*).

Il nous a été impossible de décider la question de savoir si cette glande présente des parois qui lui soient propres; elle paraît creusée dans le parenchyme du corps, et il n'est pas possible de l'isoler dans son ensemble. Dans la portion de la glande opposée au point d'origine du germiducte, on trouve de petites vésicules incolores et transparentes qui sont des noyaux cellulaires peu volumineux en suspension dans un liquide protoplasmique commun. A son extrémité opposée le germigène renferme de petites cellules transparentes, et si, après avoir pris de grandes précautions, on parvient à ouvrir cette glande et à en faire sortir ces cellules, on reconnaît qu'elles présentent un noyau à nucléole (pl. IV, fig. 3). Le noyau clair et transparent mesure environ la

moitié du diamètre de la cellule; le nucléole est très-petit et réfracte fortement la lumière.

Quand on a fait sortir le contenu de la glande, on voit, à côté de ces cellules véritables, de petites masses formées d'une matière visqueuse, finement granuleuse, tenant en suspension de petits noyaux transparents (pl. IV, fig. 2). Ce sont de jeunes germes en voie de formation; le protoplasme ne s'est pas condensé autour de ces noyaux en se différenciant des parties voisines, et si nous comparons ces faits à ceux que nous avons signalés et observés un si grand nombre de fois chez les Trématodes, nous trouvons qu'il existe une identité parfaite entre le produit des glandes germigènes des Trématodes et celui des Cestoïdes, tant pour leur composition que pour leur mode de formation.

J'ai étudié au même point de vue le germigène d'autres Cestoïdes, et, en particulier, celui de ces vers si remarquables qui vivent en grande abondance dans l'intestin des raies et qui forment le genre *Echinobothrium* (Van Beneden); chez ces animaux le germigène est double; chaque proglottis présente, près de son extrémité postérieure, à droite et à gauche, une glande transparente, très-allongée dans le sens de la longueur du proglottis, à l'intérieur de laquelle on distingue nettement de petites vésicules transparentes, qui ont des dimensions très-peu considérables à l'extrémité antérieure de ces deux glandes, mais qui sont très-développées, au contraire, à l'extrémité opposée, d'où part le canal excréteur. J'ai reconnu que chez eux comme chez les Caryophyllées, les vésicules renfermées dans l'extrémité postérieure de ces glandes sont de véritables cellules protoplasmiques à noyau et nucléole, tandis que les petites vésicules que l'on distingue dans l'extrémité antérieure de la glande sont de jeunes noyaux de cellules.

Vitellogène. — Le vitellogène est constitué chez tous les Cestoïdes de deux moitiés semblables; elles occupent généralement dans chaque proglottis les deux côtés du corps, et elles s'étendent dans toute leur longueur. Elles ont une forme plus ou moins lobulée, toujours assez irrégulière, et, suivant que les incisions qui déterminent cette forme sont plus ou moins profondes, elles apparaissent comme glandes simples ou comme glandes composées.

C'est une disposition très-fréquente que celle qui est réalisée chez les *Cal-*

liobothrium, où un canal excréteur commun porte latéralement un grand nombre de petites capsules glandulaires, distinctes les unes des autres.

Quoi qu'il en soit de ces différentes formes affectées par le vitellogène, nous trouvons que partout cette glande donne naissance à un seul et même produit, et que ce produit se forme d'après un procédé qui est très-probablement le même que celui que nous avons décrit chez les Trématodes. Le vitellus se forme, chez les Cestoïdes comme chez les Trématodes, dans des cellules véritables, dont le contenu est mis en liberté après la résorption des parois cellulaires.

Si l'on examine avec soin le vitellogène des Caryophyllées, on reconnaît parfaitement que cette glande est gorgée de petites cellules. On distingue sans peine un noyau transparent dans les plus petites d'entre elles, aussi longtemps qu'elles ne sont pas rendues complètement opaques, par la formation à leur intérieur de granules vitellins. Ces cellules vitellines à noyaux ont été reconnues, du reste, par plusieurs helminthologistes anciens, qui ont pris ces cellules pour de jeunes œufs et qui ont considéré les vitellogènes comme étant véritablement les ovaires.

Le plus souvent ces cellules vitellines se désorganisent peu à peu à l'intérieur même des glandes où elles ont pris naissance, et, dans le voisinage de l'ootype, les vitellooductes ne renferment plus qu'un liquide plus ou moins transparent, tenant en suspension des granules vitellins et de petites gouttelettes de graisse.

On reconnaît chez l'*Echinobothrium*, tout aussi manifestement que chez le *Caryophylleus*, l'existence de cellules vitellines. Il est plus difficile de les distinguer dans les glandes où elles prennent naissance, parce qu'elles forment dans ces glandes des amas considérables, et, à cause de l'opacité que communiquent à ces cellules les éléments vitellins très-réfringents qu'elles tiennent en suspension, il n'est guère possible de reconnaître les éléments cellulaires qui constituent ces masses opaques. Mais dans les vitellooductes, on trouve ces cellules disposées à la file les unes des autres; à ce moment leurs membranes sont déjà en partie résorbées, et leur désorganisation est complète avant que leur contenu soit utilisé pour la formation des œufs.

II. — COMPOSITION DE L'OEUF.

L'œuf des Cestoïdes, comme celui des Trématodes, se forme par la réunion des produits des deux glandes qui ont été désignées sous le nom de germigène et de vitellogène. Nous venons de voir que le germigène donne naissance à des cellules protoplasmiques à noyau et à nucléole, et que le vitellogène fournit un liquide visqueux tenant en suspension des éléments très-petits réfractant fortement la lumière. Au moment où une cellule germinative arrive au point où le germiducte va s'unir au vitelloducte, pour former un canal commun, on voit une certaine quantité de substance vitelline se précipiter autour de la cellule germinative et l'entourer de toutes parts; plus tard seulement une membrane commune se forme autour de cet ensemble, et cette membrane a la même signification que celle que nous avons vue se former autour de l'œuf chez les Trématodes : elle est un produit de sécrétion, une véritable coque.

L'œuf se constitue donc : 1° d'une cellule germinative formée d'un corps protoplasmique, d'un noyau et d'un nucléole; 2° d'une certaine quantité de substances nutritives pour le futur embryon : elles consistent en un liquide visqueux tenant en suspension des éléments vitellins; 3° d'une membrane de sécrétion : c'est la coque.

Nous avons reconnu ces diverses parties dans les œufs du *Caryophylleus mutabilis* (pl. IV, fig. 4) : ils ont une forme régulièrement ellipsoïdale et l'on distingue aisément, dans un œuf nouvellement formé, autour de la vésicule transparente qui représente la vésicule germinative, une zone protoplasmique dont l'épaisseur est égale à la longueur du rayon de la vésicule germinative. Les œufs du *Bothriocephalus punctatus*, qui se font remarquer, comme la plupart des Bothriocéphales, par une épaisseur considérable de la coque (pl. IV, fig. 5), montrent manifestement la même composition.

On peut en dire autant aussi des œufs d'un Cestoïde très-remarquable qui habite l'intestin grêle de la *Motella quinquecyrrhata* et pour lequel je propose le nom de *Dibothrium dubium*.

Les œufs des Téniers se font, en général, remarquer par leur petitesse et par le peu d'épaisseur de leur membrane. J'ai représenté (pl. III, fig. 12

et suiv.), au grossissement de 350, l'œuf du *Tænia bacillaris* de la taupe. L'œuf des Cestoïdes est toujours extrêmement petit, mais on peut dire, d'une manière générale, qu'il est un peu plus volumineux chez les Bothriocéphalides que chez les Ténies. Il a généralement une forme arrondie ou ovale, quoiqu'il y ait cependant des œufs extrêmement allongés, se rapprochant, pour la forme, de ceux des Échinorhynques : tels sont, par exemple, les œufs de l'*Anthobothrium giganteum* et ceux de l'*Anthobothrium perfectum*. L'*Echinobothrium typus* a des œufs de forme conique.

III. — DÉVELOPPEMENT.

M. von Siebold reconnut le premier que l'embryon des Cestoïdes est pourvu de trois paires de crochets; il décrit leur forme et leur composition, chez un grand nombre de Ténies et de Bothriocéphales, dans l'article qu'il publia sur le développement des Entozoaires dans la *Physiologie* de Burdach¹, et, immédiatement après, il fait cette remarque judicieuse : « il est remarquable que les Bothriocéphales, qui sont inermes dans leur état adulte, et des Ténies appartenant à la section de ceux que Rudolphi appelle *Inermes capite non rostellato*, possèdent, à l'état embryonnaire, les mêmes crochets que les embryons des Ténies, dont la tête est garnie d'une couronne de crochets. »

Mais M. von Siebold ne s'est guère occupé du mode de formation de ces embryons. En 1843, M. Kölliker² consigna, dans les *Archives de Muller*, le résultat de ses observations sur le développement de l'embryon du Bothriocéphale du *Salmo umbla*. Il regarde comme membrane vitelline la coque de l'œuf, et il reconnaît dans le vitellus une vésicule germinative et une tache de Wagner. D'après M. Kölliker, la vésicule germinative disparaîtrait au début du développement pour être remplacée aussitôt par un corps, qui apparaît comme une tache transparente et qui serait la première cellule embryonnaire. Cette cellule se multiplie et la petite masse transparente arrive à la surface et se montre alors constituée d'un certain nombre de cellules trans-

¹ Trad. franç., vol. III, p. 55.

² *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere* von Dr A. Kölliker. MULLER'S ARCHIV., 1843.

parentes, renfermant chacune un petit noyau opaque. Ces cellules se multiplient, se nourrissent aux dépens du vitellus, qui finit par disparaître, et alors l'œuf se trouve rempli d'une foule de petites cellules, résultant de la multiplication de la première cellule embryonnaire. La partie centrale de cette masse cellulaire va former l'embryon à six crochets; quant à la destination de la partie périphérique, M. Kolliker n'a pas émis d'opinion bien arrêtée, n'ayant pu faire, sur ce point, d'observations directes. On sait aujourd'hui que cette couche donne naissance à une membrane ciliée, et que, grâce à cette robe vivante, l'embryon du Bothriocéphale peut se mouvoir pendant quelque temps dans l'eau, par l'intermédiaire de laquelle il doit s'introduire dans le corps de l'hôte où il va continuer son évolution. Ces belles observations ont été faites tout d'abord par M. Schubert d'Utrecht, qu'une mort prématurée a ravi à la science, avant qu'il ait pu publier ses belles recherches. Elles ont été répétées plus tard par M. Knoch ¹, de Saint-Petersbourg.

M. G. Wagener ², dans son *Mémoire sur le développement des vers intestinaux*, ne dit qu'un seul mot au sujet de la formation de l'embryon hexacanthé des Cestoïdes, mais ce mot me paraît avoir une grande importance. Voici comment il s'exprime : « Der Embryo der Cestoden entwickelt sich (wie es scheidet durchgehends durch Theilung der Keimbläschen) schon im Bandwurmgließe. » Malheureusement, l'auteur ne dit pas si cette opinion est basée sur une observation directe, ou s'il conclut simplement de l'analogie avec les Trématodes.

M. Leuckart ³ expose dans ses *Menschlichen Parasiten*, ses observations sur les premiers phénomènes embryonnaires chez les Téniers : « Les premiers changements qui se produisent dans l'œuf, après la fécondation, consistent dans un accroissement de la vésicule germinative et dans l'agglutination des granules vitellins, jusqu'ici dispersés, en un corps unique, de forme

¹ Knoch, *Histoire naturelle du Bothriocephalus latus*. MÉM. DE L'ACAD. DE SAINT-PÉTERSBOURG, 7^{me} série, tome V.

² G. Wagener, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Eingeweidewürmer*. — *Nat. Verh.*, 1857.

³ Leuckart, *Die menschlichen Parasiten*. Erster Band. S. 184.

arrondie. » Cet amas de granules subsiste dans l'œuf pendant tout le temps du développement à côté de la vésicule germinative ou de l'amas de cellules qui en dérive. Aussitôt que la *vésicule germinative* s'est accrue d'un tiers environ de son diamètre primitif, on y voit se former, *par voie endogène*, des vésicules-filles, sur lesquelles on peut observer bientôt le même mode de multiplication. Ce phénomène de multiplication se continue jusqu'à ce que les cellules soient devenues trop petites pour qu'il soit encore possible de les distinguer, même avec les plus forts grossissements.

J'ai cherché à suivre le développement de l'embryon, à partir du moment où l'œuf vient de se former, mais je n'ai pas réussi à voir les phénomènes embryonnaires se produire sur le porte-objet du microscope. Mes recherches ont porté sur plusieurs groupes de Cestoïdes, et c'est sur le développement du *Tænia bacillaris* de la taupe que j'ai recueilli les données les plus complètes. Je n'ai pas pu constater par l'observation directe la persistance de la cellule germinative, et je n'oserais affirmer positivement qu'elle se divise pour donner naissance aux deux premières cellules embryonnaires; mais j'ai la conviction que les premiers phénomènes embryonnaires se produisent ici absolument comme chez les Trématodes, c'est-à-dire qu'après la fécondation la cellule germinative se divise et que cette division commence par celle de son nucléole et de son noyau. Entre un Trématode et un proglottis de Cestoïde existe une analogie telle, qu'il n'est plus possible de douter aujourd'hui de l'affinité qui existe entre ces animaux, qui appartiennent incontestablement à un même groupe naturel. D'un autre côté, dans ces deux ordres de vers, l'œuf se forme d'après un procédé identique, et sa constitution chez les Trématodes et les Cestoïdes est parfaitement la même. Dès lors, n'est-il pas aussi rationnel de conclure de ce qui se passe chez les Trématodes à ce qui se produit chez les Cestoïdes que d'admettre que si le premier phénomène embryonnaire consiste chez un Distome dans la multiplication par division de la cellule-œuf, il en est de même chez les autres Trématodes voisins? Il est impossible que la *cellule germinative* se multiplie par division chez les Trématodes et qu'elle disparaisse chez les Cestoïdes.

Au reste, M. G. Wagener, en parlant de la formation de l'embryon hexacanthé des Cestoïdes, déclare, comme il a été dit plus haut, *que ce dévelop-*

pement commence par la division de la vésicule germinative. Il ne faut pas oublier, cependant, que l'auteur ne dit pas si cette opinion s'appuie sur une observation directe et que, dans tous les cas, il a pris pour la vésicule germinative, qui est toujours un noyau cellulaire, une cellule qui, comme nous le montrerons, n'est pas la vésicule germinative, mais bien la cellule-œuf. *C'est le noyau de cette cellule* qui représente la vésicule de Purkinje de l'œuf des autres animaux.

D'un autre côté, M. Leuckart a exprimé l'opinion que les premières cellules embryonnaires proviennent de la vésicule germinative où elles se formeraient par voie endogène. Malgré toute l'autorité qui s'attache au nom de M. Leuckart, et tout le respect que j'éprouve pour ses opinions, je ne puis partager son avis : la vésicule germinative de tout œuf est un noyau de cellule, et je ne crois pas qu'il y ait jusqu'ici des exemples de cellules formées tout entières aux dépens du noyau d'une cellule préexistante; d'un autre côté, l'œuf des Cestoïdes se forme absolument comme celui des Trématodes et il est constitué de la même manière. Je ne puis croire que chez les Cestoïdes les cellules embryonnaires proviennent *de la vésicule germinative par voie endogène*, quand, chez les Trématodes, ces cellules se forment *par la division de la cellule germinative*.

Enfin, j'ai eu sous les yeux un grand nombre d'œufs de *Tænia bacillaris* dans lesquels existaient deux cellules embryonnaires suspendues dans la masse vitelline (pl. III, fig. 12). *Jamais je n'ai vu ces cellules entourées d'une membrane commune* qui aurait pu faire croire à une multiplication par voie endogène. J'ai la conviction intime que, chez les Cestoïdes comme chez les Trématodes, les deux premières cellules embryonnaires proviennent de la multiplication par division de la *cellule germinative*, dont le noyau représente la *vésicule germinative* des autres animaux.

Comme je le disais, j'ai trouvé des œufs de *Tænia bacillaris* présentant à leur intérieur deux cellules embryonnaires suspendues dans un liquide à peu près transparent, mais tenant en suspension quelques petits corpuscules réfractant fortement la lumière. *Ces cellules se multiplient par division* et se nourrissent aux dépens de la substance nutritive, qui diminue successivement, à mesure que la masse cellulaire augmente; celle-ci remplira à la fin toute

la capacité de l'œuf, n'étant plus séparée de la coque que par une mince couche de liquide transparent, et à ce moment on pourra encore reconnaître très-distinctement dans ces cellules un noyau et un nucléole. J'ai représenté (pl. III, fig. 12 et suiv.) des œufs du *Tænia bacillaris* à tous les états du développement.

Je me permettrai d'exposer ici la suite des phénomènes embryonnaires qui se produisent dans l'œuf jusqu'au moment de la formation complète de l'embryon. Au premier abord, cet exposé pourra paraître un hors d'œuvre; mais plusieurs raisons justifieront, j'espère, cette petite digression : au moment où l'embryon des Cestoïdes a atteint sa forme définitive et son entier développement, il se trouve souvent entouré d'un nombre considérable de membranes, qui ont été considérées quelquefois comme se rattachant à l'œuf. Mais ces diverses enveloppes n'appartiennent pas à l'œuf : elles sont des dépendances de l'embryon et se forment dans le cours de son développement. M. von Siebold a déjà exprimé cette opinion dans son article sur le développement des Entozoaires, publié dans la *Physiologie* de Burdach ¹ : « Quelque variées que soient leurs formes, les œufs, quand ils ont acquis le terme de leur développement, sont presque toujours arrondis ou ovales au début du développement, et ils ne consistent qu'en un jaune entouré d'une seule membrane. C'est seulement par les progrès du développement que se forment les autres membranes dont les caractères se prononcent peu à peu. » Puis il ajoute : « Je n'ai pu déterminer quelle est celle des enveloppes qui apparaît la première. »

J'ai pour but, en faisant cette petite digression 1° de montrer la vraie valeur de ces différentes membranes, qui n'ont pas toutes la même signification; 2° de faire connaître la vraie nature de certains organes qui apparaissent à la surface de l'œuf dans le cours du développement et qui dépendent de la coque. Celle-ci est une membrane de l'œuf; son étude rentre, par conséquent, dans le cadre de ce travail.

Les œufs du *Tænia bacillaris* se prêtent parfaitement à ces recherches; nulle part, le nombre des membranes embryonnaires n'est plus considérable. Au moment où je l'ai quitté, l'œuf avait encore une forme parfaite-

¹ Burdach's *Physiologie*. Trad. franç., vol. III, p. 55.

ment arrondie et légèrement ovale (pl. III, fig. 15); son volume a augmenté sensiblement, mais la coque est restée d'une délicatesse extrême : elle ne présente encore aucune consistance. Bientôt on voit, à chacun des deux pôles de l'œuf, la coque se prolonger en un appendice filiforme qui atteint la forme d'un véritable bâtonnet (pl. III, fig. 16 et suiv.), et le liquide qui baigne l'embryon se porte à l'intérieur de ces organes. Ces bâtonnets ont souvent une longueur différente aux deux pôles de l'œuf (fig. 19), et leurs dimensions varient légèrement d'un œuf à un autre. Ils présentent dans toute leur longueur le même diamètre et ils sont d'une transparence telle, qu'il est nécessaire, pour les apercevoir, d'examiner les œufs avec un soin minutieux. Bientôt la coque se durcit, j'allais dire se racornit, jusqu'à la base des bâtonnets, et elle prend une coloration jaunâtre (fig. 18). En même temps le volume de l'œuf s'accroît de plus en plus. Comme les parois des bâtonnets conservent leur transparence et qu'ils restent parfaitement incolores, que, d'un autre côté, le racornissement de la coque se produit jusqu'à leur base, où il s'arrête suivant une ligne circulaire parfaitement régulière, il semble à ce moment que les bâtonnets sortent de l'intérieur de l'œuf par un orifice de la coque (pl. III, fig. 18 et 19).

Pendant ce temps des modifications importantes se sont produites chez l'embryon : les cellules embryonnaires, d'abord toutes semblables entre elles, se différencient en deux couches : les cellules périphériques se multiplient plus rapidement que les cellules sous-jacentes; elles vont former, à la surface de l'embryon, une couche de cellules plus pâles et plus petites (fig. 17 et 18).

Les cellules centrales se distinguent par des dimensions plus considérables et par une transparence inférieure à celle des cellules périphériques. En même temps l'œuf a grandi, et une quantité de liquide de plus en plus grande est venue s'interposer entre l'embryon et la coque. Bientôt on voit ce liquide pénétrer entre la couche périphérique de cellules embryonnaires, qui forment maintenant une lame continue, et la masse centrale qui va former l'embryon (fig. 20). La couche cellulaire périphérique s'écarte de plus en plus de l'embryon, et le liquide s'accumule progressivement dans cet espace qui croît progressivement (fig. 21). En même temps les cellules embryonnaires se sont multipliées, et les premiers rudiments des crochets ont apparu sous forme de

petits stylets. On voit ensuite se former autour de l'embryon une membrane anhiste peu épaisse immédiatement appliquée sur lui. Il s'en forme une seconde et même une troisième, toutes concentriques et immédiatement en contact les unes avec les autres (fig. 22). Le liquide, qui s'était interposé entre l'embryon et son enveloppe cellulaire, diminue et finit par disparaître en grande partie. Il est clair que c'est à ses dépens que se forment les membranes sans structure qui entourent l'embryon. Mais ce liquide se fige-t-il directement pour former ces membranes, ou bien sert-il préalablement à la nutrition de l'embryon, qui donne naissance à ces membranes par voie de sécrétion? c'est là une question qu'il n'est pas possible de résoudre par l'observation. Il semble, cependant, que la seconde opinion soit plus admissible : on ne voit pas trop pourquoi le liquide, s'il avait la propriété de se figer, ne donnerait lieu à ce phénomène qu'au contact de l'embryon, et pourquoi il donnerait naissance à plusieurs membranes parfaitement distinctes.

L'embryon continue son développement; ses crochets se dessinent de plus en plus, et en même temps sa masse totale se réduit au volume qu'elle doit atteindre dans l'œuf (fig. 22).

Quelle est la signification de cette couche cellulaire périphérique qui se détache de l'embryon pour s'en écarter successivement?

D'après les observations faites tout d'abord par M. Kölliker, l'embryon des Bothriocéphales ne se forme pas aux dépens de toute la masse cellulaire qui remplit l'œuf à un moment donné de son évolution; une couche périphérique se sépare et c'est elle qui, d'après les observations de MM. Schubert et Knoch, donne naissance à la membrane ciliée, au moyen de laquelle l'embryon du Bothriocéphale nage librement dans l'eau après son éclosion. Les cellules, après avoir donné naissance à cette membrane, se flétrissent pour être résorbées peu à peu, et l'embryon hexacanthé reste quelque temps entouré par cette robe ciliée. Il est évident que la couche cellulaire que nous avons vue se détacher de la périphérie de l'embryon du *Tænia bacillaris* représente morphologiquement la couche cellulaire qui fournit la membrane ciliée de l'embryon des Bothriocéphales. Seulement, cette couche cellulaire ne donne pas naissance ici à une robe ciliée, mais bien à une simple membrane sans structure. Cela se conçoit : il est probable que ce n'est point par

l'eau que cet embryon doit arriver à l'animal où il doit continuer son évolution. Après avoir donné naissance à cette membrane anhiste, les cellules se flétrissent absolument comme cela a lieu chez les Bothriocéphales.

Ce fait montre l'identité parfaite de développement entre les Téniers et les Bothriocéphalides, et il a une importance considérable au point de vue de l'application que l'on a faite, dans ces derniers temps, de l'embryogénie à l'étude de la dérivation des types.

Il est nécessaire de faire un pas en arrière et de revenir un instant aux bâtonnets que présentait l'œuf au moment où la masse cellulaire a commencé à se diviser en deux couches distinctes (fig. 18 et 19). A ce moment, ces organes avaient une direction rectiligne et ils présentaient partout le même diamètre. Mais bientôt on voit un étranglement apparaître à leur base; leur diamètre diminue dans la partie basilaire et ils s'élargissent, au contraire, dans leur partie terminale. Ils prennent alors l'aspect de vésicules aplaties portées sur un petit pédicule (fig. 20 et 21). En même temps leur consistance diminue et ils semblent se flétrir. Aussitôt que l'œuf a atteint son volume définitif, il semble que ces organes aient joué leur rôle; ils se recoquillent et même quelquefois ils tombent.

Quelle est la signification de ces organes si particuliers qui naissent à la surface de l'œuf, dans le cours du développement embryonnaire, qui se développent rapidement et qui meurent sans avoir joué aucun rôle bien apparent? Le développement de ces bâtonnets montre, à l'évidence, que, au point de vue anatomique, ils ne sont que des expansions, des prolongements de la coque qui ne se racornissent pas en même temps que les autres parties de cette enveloppe de l'œuf.

Quant à la fonction de ces organes, il me semble que le doute n'est guère possible : ils apparaissent quand l'œuf est loin d'avoir atteint son volume définitif, et que sa coque commence à se racornir; ils se flétrissent aussitôt que l'œuf a atteint ses dimensions maxima. Ces organes sont évidemment destinés à permettre l'entrée dans l'œuf du liquide nécessaire au développement de l'embryon, liquide qui ne pourrait pénétrer par la coque durcie et racornie. Au point de vue physiologique, ils sont, relativement au reste de l'enveloppe de l'œuf, ce qu'est une muqueuse absorbante par rapport à la peau.

Des dépendances de la coque qui me paraissent présenter la même signification, mais dont le développement n'a pas été suivi, à ma connaissance, ont été signalés par M. von Siebold chez divers Cestoïdes.

Le *Tænia variabilis* et le *T. infundibuliformis* produisent des œufs ovales, dont la tunique externe porte à chaque pôle, soit un appendice divisé en filaments grêles (*Tænia variabilis*), soit un diverticule allongé (*T. infundibuliformis*). L'enveloppe extérieure des œufs du *Tænia cyathiformis* entoure une membrane intérieure qui a une forme de poire, et offre deux appendices vésiculeux à sa petite extrémité. Chez le *Tænia inflata*, l'enveloppe extérieure de l'œuf est pourvue de deux énormes prolongements latéraux.

Solenophorus megacephalus. — Dans l'intestin du Python, on trouve en abondance un Cestoïde remarquable qui, à diverses reprises, a attiré l'attention des helminthologistes. J'ai eu l'occasion d'étudier cet animal, dont l'œuf présente des particularités intéressantes. Les œufs, de forme ovale, se font d'abord remarquer par leurs dimensions considérables. Les plus jeunes, que j'ai pu découvrir, renfermaient une masse cellulaire centrale, qu'entourait un vitellus transparent, divisé en petites masses arrondies, disposées tout autour de l'embryon. Ces petites masses transparentes tenaient en suspension des corpuscules réfringents (pl. IV, fig. 7), et ces œufs présentaient, à cet état, une analogie frappante avec ceux des Amphistomes, arrivés à un certain degré de développement; c'est surtout à cause de cette particularité que je fais mention ici des œufs du *Solenophorus*. Dans des œufs plus avancés, l'embryon hexacanthé était immédiatement entouré d'une membrane unique, en dehors de laquelle se trouvait le reste du vitellus. Le nombre des petites masses de matières nutritives diminue et en même temps chacune d'elles devient de plus en plus volumineuse; elles s'éclaircissent à mesure que l'embryon grandit et se développe, et elles finissent par se fondre toutes les unes dans les autres.

Je n'ai pas observé ici cette membrane cellulaire dont nous avons signalé l'existence chez le *Tænia bacillaris*; mais nous devons ajouter qu'à l'époque où nous avons fait ces observations sur les œufs du *Solenophorus*, notre attention n'était pas encore portée sur ce point.

Je résume en quelques mots le résultat de mes recherches sur les Cestoïdes.

I. — FORMATION DE L'OEUF.

Chez les Cestoïdes comme chez les Trématodes deux glandes, un germigène et un vitellogène, concourent à la formation de l'œuf. Le germigène fournit des cellules dont le noyau représente la vésicule germinative, le nucléole, le corpuscule de Wagner des autres animaux; ces cellules protoplasmiques sont dépourvues de membrane et elles se forment aux dépens d'une masse protoplasmique commune à noyaux. Le prétendu vitellus, formé d'un amas de matières nutritives, prend naissance dans les cellules des glandes vitellogènes. Quand une certaine quantité de substance nutritive est venue entourer une cellule germinative, une membrane se dépose autour de cet ensemble, et dès lors l'œuf est formé.

II. — COMPOSITION DE L'OEUF.

L'œuf se constitue donc :

- 1° D'une vésicule germinative, pourvue d'un nucléole;
- 2° D'une couche de protoplasme qui entoure immédiatement la vésicule germinative et qui forme avec elle la cellule germinative;
- 3° D'une quantité toujours peu considérable de substances nutritives fournies par le vitellogène;
- 4° D'une enveloppe unique, produite par sécrétion, et qu'on désigne sous le nom de coque.

Les autres membranes qui entourent l'embryon ne sont pas des dépendances de l'œuf; elles doivent être considérées comme des *membranes embryonnaires*.

III. — DÉVELOPPEMENT DE L'OEUF.

Le développement commence, très-probablement, chez les Cestoïdes comme chez les Trématodes, par la multiplication *par division de la cellule germinative (du germe)*. Les deux premières cellules embryonnaires se multiplient à leur tour et se nourrissent aux dépens de la matière nutritive de l'œuf, qui finit par être absorbée plus ou moins complètement.

III. — TURBELLARIÉS.

I. — APPAREIL REPRODUCTEUR ET FORMATION DES OEUFS.

C'est chez les vers Trématodes que fut signalée pour la première fois l'existence de deux glandes distinctes, un germigène et un vitellogène, pour l'élaboration des éléments constitutifs de l'œuf. On comprend parfaitement la raison de cette division du travail pour la production des œufs, chez ces êtres chez lesquels chaque œuf a très-peu de chances d'arriver à sa destination, à cause des migrations que doit opérer l'embryon avant d'atteindre le terme de son évolution. Le nombre des œufs produits par chaque individu doit être très-considérable, par conséquent, l'appareil qui les engendre très-perfectionné, et, comme on l'a montré depuis longtemps, la division du travail est le procédé général de perfectionnement employé par la nature aussi bien que par l'homme.

Mais la découverte de M. von Siebold ne devait pas rester un fait isolé dans la science. En 1848 M. Oscar Schmidt ¹ montra que l'appareil reproducteur femelle est organisé chez les Turbellariés Rhabdocèles comme chez les Trématodes. Dans l'étude de la formation de l'œuf, il faut séparer les Rhabdocèles des autres Turbellariés, chez lesquels l'appareil sexuel est construit sur un tout autre type.

1° *Rhabdocèles.*

Voici comment M. O. Schmidt s'est exprimé au sujet de cette remarquable organisation de l'appareil femelle de ces animaux : le vitellus s'élabore dans un organe distinct du germigène. Les vitellogènes complètement développés se présentent sous forme de tubes, dans lesquels s'ouvrent des cœcums latéraux pourvus chacun d'un canal excréteur. D'autres fois ils se constituent de petits amas de cellules, entourés d'une membrane commune, et ils présentent alors un petit canal excréteur propre. Celui-ci paraît se former

¹ *Die Rhabdocælen Strudelwürmer des Süßen Wassers*, von Eduard-Oscar Schmidt. Iéna, 1848, pp. 16 et suivantes.

par la résorption des membranes de grandes cellules primitivement juxtaposées les unes aux autres.

Le vitellus se forme dans des cellules, qui naissent plusieurs à la fois dans une même cellule-mère et qui restent pendant un certain temps entourées par la membrane de celle-ci. Bientôt cette membrane est résorbée; il en est de même de celle des diverses cellules-filles, et la substance vitelline est ainsi mise en liberté.

Le germigène consiste aussi en un tube, mais il est souvent cinquante à soixante fois plus petit que les vitellogènes; il renferme de dix à vingt germes, alignés en une série les uns à côté des autres, de façon à se comprimer mutuellement. Ces germes se constituent essentiellement d'une vésicule germinative, où l'on rencontre le plus souvent une tache germinative plus ou moins apparente, et d'une couche d'une substance finement granuleuse qui entoure immédiatement la vésicule germinative.

Peu de temps après que M. O. Schmidt avait fait connaître ces beaux résultats (1851), parut le magnifique travail de M. Max Schultze¹ qui comprend à la fois une étude anatomique approfondie et de belles recherches zoologiques sur les Turbellariés Rhabdocèles. Ces nouvelles recherches, faites avec tant d'exactitude et de sagacité, vinrent confirmer, en les complétant, les résultats obtenus par M. Oscar Schmidt.

Le germigène, tantôt simple, tantôt double, produit les germes des œufs, qui se constituent d'un protoplasme granuleux, d'une vésicule et d'une tache germinatives. Leur dimension est *minimum* près de l'extrémité en cul-de-sac du canal dont se constitue toujours cet organe; elle est *maximum* près de l'entrée du canal excréteur.

Les vitellogènes, toujours au nombre de deux, sont de longs tubes remplis de cellules et de granulations vitellines. Les deux glandes constitutives de l'appareil femelle s'ouvrent dans une poche commune où leur produit se réunit pour former un œuf, et où une membrane se dépose à la surface du vitellus. M. Max Schultze a démontré chimiquement la nature chitineuse de cette coque.

¹ Max Sig. Schultze, *Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien*, Greifswald, 1851.

M. Claparède a reconnu chez le *Convoluta paradoxa* une disposition bien remarquable de l'appareil sexuel femelle. Les germes se trouvent disséminés dans le parenchyme du corps : « ils sont formés d'une vésicule germinative entourée d'un vitellus incolore. » Plus tard ces germes s'entourent d'un dépôt granuleux formé d'une substance qui doit être morphologiquement comparée au prétendu vitellus que sécrètent les glandes vitellogènes des autres Rhabdocèles. Seulement, chez les *Convoluta* on voit le dépôt secondaire se former autour de chaque ovule, sans qu'il soit possible de reconnaître l'existence de glandes vitellogènes spéciales.

Chez d'autres Rhabdocèles, MM. Claparède et Mecznirow ont trouvé l'appareil femelle organisé sur le type si bien décrit par MM. O. Schmidt et Max Schultze.

Mais plusieurs questions restent encore à résoudre, et d'abord celle-ci : Comment les ovules formés d'un *vitellus incolore* (Claparède), *protaplasme* (Max Schultze), et d'une vésicule germinative, se forment-ils dans le germigène ?

J'ai eu l'occasion d'étudier sur les côtes de Bretagne un Rhabdocèle que je crois identique à celui qui a été décrit par M. Claparède sous le nom de *Prostomum Caledonicum*, et l'étude des germigènes de cet animal m'a donné la solution de cet intéressant problème.

Les germigènes, au nombre de deux, consistaient l'un et l'autre en une vésicule arrondie, pourvue d'un canal excréteur (pl. V, fig. 2 y, fig. 3 et 4). Dans chacun d'eux on reconnaissait trois ou quatre germes complètement développés, formés d'un corps protoplasmique, d'une vésicule germinative volumineuse et d'un nucléole réfringent, où l'on pouvait distinguer, d'une manière constante, une tache claire et incolore. Ces germes complètement développés occupent toujours le voisinage de l'embouchure du canal excréteur de la glande, tandis que le fond de l'organe est rempli par une masse incolore et finement granuleuse, tenant en suspension des noyaux cellulaires (jeunes vésicules germinatives) de dimensions variables. Il est clair que c'est aux dépens de ce protoplasme commun à noyaux que se forment les germes, et il est très-probable que ce phénomène se produit, comme chez les Trématodes, à la suite du fendillement, se produisant autour de ces noyaux,

du protoplasme d'abord commun à un grand nombre de cellules. J'ai observé chez un *Macrostomum* nouveau, que je propose de désigner sous le nom de *Macrostomum Claparedii*, le même mode d'oogenèse (pl. 4, fig. 10).

Chez le *Prostomum Caledonicum* le vitellogène est constitué par des tubes anastomosés, dont les parois sont formées d'une couche de cellules (pl. V, fig. 5), à l'intérieur desquelles se développent les éléments réfringents qui représentent les éléments nutritifs du vitellus.

Pour former un œuf complet, le produit des glandes vitellogènes se dépose, chez les Trématodes et les Cestoïdes, autour d'une cellule germinative en une couche plus ou moins épaisse; mais jamais il n'y a fusion entre le protoplasme de la cellule-œuf et les éléments nutritifs du vitellus.

Il n'en est pas ainsi du Rhabdocèle dont il est question. Les canaux excréteurs des germigènes et les vitellogènes s'ouvrent dans une poche arrondie, où nous avons trouvé un œuf dont le protoplasme s'était chargé d'éléments réfringents fournis par le vitellogène, de sorte que la vésicule germinative se trouvait en suspension dans un vrai vitellus, constitué de ses deux parties fondamentales (pl. V, fig. 2). C'est là un fait qui présente une importance capitale pour l'établissement des rapports morphologiques entre l'œuf des animaux inférieurs et celui des animaux supérieurs. D'après les observations de M. Claparède, il n'en est pas ainsi chez le *Convoluta paradoxa*: « l'ovule primitif apparaît dans le vitellus de l'œuf comme une tache claire qu'on prendrait volontiers pour la vésicule germinative, bien qu'elle soit dans le fait l'ovule tout entier. »

Je n'ai pu découvrir dans l'ootype du *Prostomum Caledonicum* un œuf complet entouré de sa coque.

Une simplification bien remarquable de l'appareil sexuel des Rhabdocèles se présente dans le genre *Macrostomum*. Le germigène et le vitellogène sont confondus en un même canal, dont la partie supérieure donne naissance aux germes et dont la partie inférieure forme le vitellus. Mais ce qui est surtout à remarquer, c'est qu'ici les germes deviennent eux-mêmes les agents actifs de la formation des éléments nutritifs du vitellus. Ils élaborent eux-mêmes ces éléments. Quand les germes sont arrivés à maturité, ils descendent dans la partie inférieure du tube sexuel, où ils deviennent de vraies cellules secré-

toires et où ils se chargent d'éléments réfringents. Quand un germe est arrivé à la partie inférieure du tube ovarien, il se sépare par étranglement de la masse protoplasmique commune et la paroi même du tube ovarien va devenir son enveloppe. Je n'ai pu découvrir autour des œufs du *Macrostomum Claparedii* une coque véritable, et Max Schultze a aussi cherché en vain autour des œufs des *Macrostomum auritum* et *hystrix* une enveloppe chitineuse comme on en trouve chez la plupart des Rhabdocèles.

Chez le *Macrostomum Claparedii*, l'appareil sexuel consiste en un tube aveugle, dont l'extrémité antérieure est remplie d'un liquide protoplasmique commun, tenant en suspension des noyaux cellulaires, qui sont les vésicules germinatives en voie de formation. Le germigène des *Macrostomum* ne diffère donc en rien d'essentiel de celui des autres Rhabdocèles. Mais chez eux le protoplasme ne se délimite en une couche distincte, autour des vésicules germinatives, qu'après s'être chargé, dans la partie inférieure du canal qui représente le vitello-gène, de globules réfringents qui sont les éléments nutritifs du vitellus. Chez le *Prostomum Caledonicum*, cette délimitation du protoplasme autour des vésicules germinatives résulte d'un véritable fendillement de ce liquide visqueux; chez les *Macrostomum*, au contraire, ce phénomène a lieu à la suite d'un étranglement qui apparaît entre deux œufs voisins et qui s'accuse de plus en plus, jusqu'à ce qu'à la fin l'œuf le plus avancé se détache complètement des autres; ceux-ci forment par leur réunion une véritable chaîne en continuité de substance avec le liquide visqueux à noyaux qui remplit l'extrémité en cul-de-sac de la glande.

Chez le *Macrostomum hystrix*, des éléments réfringents apparaissent déjà dans le protoplasme des germes, dès la partie supérieure du tube sexuel; mais ces globules deviennent surtout nombreux dans la partie inférieure de l'organe.

Chez la plupart des Rhabdocèles nous trouvons donc, comme chez les Trématodes et les Cestoïdes, une division complète du travail physiologique; les germes, cellules protoplasmiques dépourvues de membrane, se forment dans une glande spéciale; les éléments nutritifs du vitellus dans une autre glande. Dans le *Macrostomum auritum* et le *Macrostomum Claparedii*, les deux organes tendent à se confondre en un seul, et les germes deviennent

les agents actifs de la sécrétion des éléments nutritifs. Une partie du tube sexuel sert à élaborer les germes; dans une autre se forment les éléments nutritifs du vitellus. Chez le *Macrostomum hystrix*, non-seulement les organes, mais les fonctions sont confondues. Les germes et les éléments vitellins nutritifs se forment en même temps.

L'appareil sexuel des *Macrostomum* fait ainsi la transition entre l'appareil femelle à double glande des Rhabdocèles et l'ovaire simple des Dendrocèles et des Némertiens.

2° Dendrocèles.

M. Max Schultze ¹ fit connaître la constitution de l'appareil reproducteur chez les Planaires, et tout dernièrement M. Keferstein a repris l'étude de cet appareil dans un très-beau travail, traitant de l'anatomie et de l'embryogénie de quelques Planaires marines ². Je résumerai les observations que j'ai eu l'occasion de faire sur le *Polycelis lævigata*, que l'on trouve abondamment sur les côtes de Bretagne. Elles confirment en tous points celles de mes devanciers. Les œufs se forment dans de petites capsules distinctes, réparties en grand nombre dans la cavité du corps entre les cœcums transverses de l'estomac; et quand ils sont arrivés à maturité, ils pénètrent dans un canal qui doit être considéré comme matrice.

Chaque capsule est circonscrite par une membrane bien distincte et renferme, quand elle est jeune, un liquide granuleux, de nature protoplasmatique, tenant en suspension un certain nombre de noyaux à nucléoles, qui sont de jeunes vésicules germinatives. Cette masse granuleuse à noyaux occupe une partie seulement de la cavité des capsules ovariennes, arrivées à l'époque de leur activité sexuelle, l'autre partie étant occupée par un ou deux œufs. Pour la formation de ces œufs, une partie du liquide protoplasmatique se délimite autour d'une vésicule germinative, en se différenciant du reste, et se charge ensuite de globules vitellins. Ici encore ce sont les germes isolés eux-mêmes qui font fonction de cellules sécrétoires des éléments nutritifs du vitellus. En étudiant comparativement l'appareil généra-

¹ Bericht über einige in Herbst 1855 an der Küste des Mittelmeeres angestellte zootomische Untersuchungen. Verh. der phys. med. Ges. in Würzburg. Bd. IV, 1854, p. 22.

² Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Seeplanarien, Göttingen, 1868.

teur femelle dans les différents groupes de Turbellariés, nous n'avons pas tardé à reconnaître l'extrême analogie qui existe, tant pour la composition de cet appareil que pour le mode de formation des œufs, entre les différentes divisions de cette classe. Entre une capsule ovarienne d'une Planaire et l'appareil femelle du *Macrostomum Claparedii*, tel que nous l'avons fait connaître, ou du *Macrostomum histrix*, tel qu'il a été décrit par M. Max Schultze, il n'y a, pour ainsi dire, pas de différence : il est impossible de ne pas reconnaître ces analogies au premier coup d'œil. Si, au lieu d'avoir deux ovaires, les *Macrostomum* en possédaient une centaine, tous organisés comme celui qu'on y trouve réalisé, ils auraient l'appareil femelle constitué comme celui des Planaires. On pourrait traduire en d'autres mots ces analogies en disant que les *Macrostomum* ont deux capsules ovariennes et que les Planaires en ont un nombre plus ou moins considérable, quelquefois des centaines. On trouve donc chez les *Macrostomum* la transition entre l'appareil générateur des Rhabdocèles et celui des Dendrocèles ou Planaires.

3° Némertiens.

J'en viens maintenant au groupe des Némertiens, si remarquable à tant de points de vue et, en particulier, par la constitution de leur appareil sexuel.

Mais avant de passer aux Némertiens proprement dits, nous devons dire un mot d'un animal très-intéressant, trouvé dans l'eau douce, aux environs de Greifswald, par M. Max Schultze, qui le décrivit sous le nom de *Prorhynchus stagnalis*¹.

L'appareil sexuel des Rhabdocèles, comme celui des Trématodes et des Cestoïdes, est formé d'un germigène et d'un vitellogène. Chez ces derniers, le produit des glandes vitellogènes ne s'unit jamais au protoplasme de la cellule-œuf; il en reste toujours nettement séparé, formant dans l'œuf, autour de la cellule-œuf, une couche parfaitement distincte. Chez les Rhabdocèles, au contraire, le produit du vitellogène s'unit et se mélange, quelquefois du moins, sinon toujours, au protoplasme de la cellule germinative, et le vitellus résulte de la fusion des produits des deux glandes. Dans les *Macrostomum*

¹ Max Sig. Schultze, *Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien*, pp. 59 et suivantes.

les éléments nutritifs du vitellus ne sont pas élaborés dans des cellules vitellines distinctes, *mais par la cellule-œuf* elle-même. Nous trouvons chez le *Prorhynchus* la transition entre ces deux modes de formation des éléments du vitellus : une partie des globules vitellins se forme à l'intérieur même du protoplasme de la cellule-œuf, une autre partie prend naissance dans des cellules vitellines distinctes. Celles-ci, encore pourvues de leur noyau, s'appliquent sur la cellule-œuf.

Par la constitution de son appareil femelle, qui se réduit à un tube aveugle dont l'extrémité en cul-de-sac donne naissance aux germes, tandis que la partie inférieure fournit les éléments nutritifs du vitellus, le *Prorhynchus* établit le passage des Rhabdocèles à double glande aux Némertiens à glande simple.

Il n'y a qu'un pas des *Prorhynchus* aux *Dinophilus*. Ce genre, établi par M. Oscar Schmidt, se distingue, entre autres caractères, par un appareil femelle constitué de quatre capsules ovariennes. Il est extrêmement abondant à Ostende, à certains moments, dans les eaux des huîtres, et il est très-facile de l'étudier. Dans les jeunes individus, on trouve ces petites poches remplies d'un liquide granuleux, tenant en suspension, spécialement d'un côté de la glande, de petits noyaux transparents à nucléole, qui doivent devenir les vésicules germinatives. Plus tard, le protoplasme se fendille autour des vésicules ; le jeune œuf se trouve alors au côté opposé de la capsule, et là il se charge d'éléments réfringents, remarquables par leur belle coloration rouge. On peut donc distinguer encore, à ce moment, deux parties dans chaque capsule ovarienne : un germigène, représenté par cette partie de la petite capsule qui reste claire et incolore, et un vitellogène, où les jeunes œufs se colorent en rouge, parce qu'ils y élaborent à leur intérieur des éléments vitellins fortement colorés. Les fonctions sont encore localisées.

Les œufs finissent par remplir complètement les petites capsules qui sont alors évacuées et suspendues à des plantes, généralement des conserves, et c'est à leur intérieur que l'embryon accomplit son évolution. Un certain nombre d'œufs sont donc entourés par une membrane commune, qui présente la forme de la capsule où ils ont pris naissance. Pour le mode de formation de l'œuf, aussi bien que pour sa constitution, les *Dinophilus* se rapprochent

considérablement des *Prorhynchus*, qui font la transition aux Rhabdocèles, et, au fond, leur appareil sexuel est identique à celui des Némertiens dont nous allons nous occuper.

Dans les vrais Némertiens, les sexes sont séparés, tandis qu'ils sont réunis chez tous les Planariens. Les organes reproducteurs des Némertiens ont été l'objet de recherches nombreuses. Rathke ¹, De Quatrefages ², Frey et Leuckart ³, Max Schultze ⁴, P.-J. Van Beneden ⁵ et Keferstein ⁶ ont successivement étudié la constitution de l'appareil, dans les divers genres dont se constitue ce groupe naturel.

Nous avons fait nos observations sur une espèce du genre *Tetrastemma*, qui se rencontre assez souvent sur les tiges de Campanulaires et de Sertulaires sur la côte d'Ostende.

On trouve dans toute la longueur du corps, entre les cœcums latéraux du tube digestif et immédiatement sous la peau, des organes ayant la forme de vésicules ovoïdes, dans lesquelles se forment les œufs. On en trouve à différents degrés de développement : les plus jeunes d'entre elles sont remplies d'un liquide granuleux, de nature protoplasmatique, tenant en suspension des vésicules transparentes à nucléoles, qui doivent devenir les vésicules germinatives.

A côté de ces capsules on en observe d'autres, où, à côté du protoplasme à noyaux, on reconnaît distinctement de jeunes œufs, formés du même protoplasme, parfaitement transparent, et d'une vésicule germinative qui ne diffère des noyaux, dont nous avons signalé la présence dans les toutes jeunes capsules, que par des dimensions un peu plus considérables.

Plus tard, il se dépose dans le corps protoplasmatique de ces jeunes œufs des éléments réfringents, qui sont les éléments nutritifs du vitellus. Le volume des différents œufs augmente de plus en plus, et en même temps

¹ Rathke, *Neueste Schriften der Naturforsch. Gesellsch. in Dantzig*. Bd. III; Helft., 4, 1842.

² De Quatrefages, *Mémoire sur les Némertiens*. ANN. SC. NAT., t. VI; 1846.

³ Frey und Leuckart, *Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere*. Braunschweig; 1847.

⁴ Max Schultze, *Zeitschrift für wiss. Zool.* Bd. IV; 1852.

⁵ P.-J. Van Beneden, *Mém. de l'Acad. roy. de Belgique*. T. XXXII; 1861.

⁶ Keferstein, *Zeitschrift für wiss. Zool.* Bd. XII; 1863.

ils deviennent plus opaques. Dans les capsules les plus développées, les différents œufs ont à peu près atteint le même volume et ils remplissent les sacs ovariens fortement dilatés.

Dans ce Némertien donc, comme dans les différents groupes que nous avons examinés, les germes, cellules protoplasmiques primitivement dépourvues de membrane cellulaire, se développent aux dépens d'une masse protoplasmique commune, qui tient en suspension un certain nombre de noyaux. Mais d'où vient ce protoplasme commun et quelle est sa signification? Nous avons observé dans le *Tetrastemma obscurum* de toutes jeunes capsules, où il n'était possible de reconnaître qu'un très-petit nombre de noyaux, et l'on découvre toutes les transitions possibles, entre la capsule ovarienne remplie d'œufs complètement développés et de simples cellules protoplasmiques pourvues de deux ou trois noyaux. Je n'ai pas pu découvrir de cellule à noyau simple, que l'on pût considérer comme le point de départ des capsules ovariennes; mais j'ai trouvé une toute jeune vésicule ne renfermant que deux noyaux cellulaires, et il n'est pas douteux pour moi que le protoplasme commun à noyaux, aux dépens duquel se forment les ovules, ne soit primitivement le contenu d'une cellule ordinaire, dont le noyau se multiplie rapidement, en même temps que la cellule prend des dimensions de plus en plus considérables. Comment ce noyau se multiplie-t-il? C'est ce que je ne pourrais dire: jamais je n'ai trouvé chez ces Turbellariés de noyau en voie de multiplication par division; mais j'ai constaté cette division dans d'autres groupes, et, en particulier, chez le *Distoma Cygnoïdes* de la grenouille. Aussi j'ai la conviction intime que les capsules ovariennes des Turbellariés ne sont que des cellules considérablement agrandies, dont le noyau s'est multiplié, et peut-être est-ce par division que cette multiplication s'effectue.

Plusieurs naturalistes ont observé que tous les œufs contenus dans une même capsule ovarienne sortent à la fois par déhiscence de la peau; mais le phénomène de la ponte a été spécialement étudié par M. Max Schultze, qui l'a décrit avec tous ses détails et qui a donné un grand nombre de renseignements très-intéressants sur les membranes de l'œuf.

Quand l'animal va pondre ses œufs, il se recouvre d'une sorte de mucosité transparente, qui se dépose sur toute sa surface, sauf sur la tête et l'extré-

mité postérieure de son corps. C'est dans cette mucosité que viennent s'accumuler les œufs. Tous les œufs qui ont pris naissance dans un même sac ovarien restent réunis et entourés d'une membrane commune, qui a la forme de l'ovaire et qui, à cause de sa nature chitineuse, doit être regardée comme une véritable coque.

Les différents œufs sont séparés les uns des autres par une substance transparente commune, qui doit être considérée comme répondant à l'albumen de l'œuf des oiseaux. Dans le *Tetrastemma obscurum*, les différents œufs sont entourés d'une enveloppe propre; mais il nous serait impossible de dire si cette membrane doit être considérée comme un chorion, ou si elle est une membrane vitelline.

Les œufs se forment donc chez les Némertiens comme chez les *Dinophilus*, et leur appareil reproducteur est organisé de la même manière; seulement, au lieu d'avoir quatre ovaires, ils en ont un nombre énorme.

CONCLUSIONS.

Je résume en deux mots :

1° Chez les Turbellariés on trouve tous les passages entre un appareil femelle à deux glandes et un ovaire simple;

2° Les organes reproducteurs si différents, si l'on observe séparément les divers groupes, peuvent être dérivés les uns des autres : on voit le trait d'union qui les unit, si l'on étudie comparativement cet appareil dans la série des formes dont se constitue ce groupe naturel.

Nous donnons ici un tableau, résumant ce que nous venons d'exposer relativement aux liens qui unissent les divers appareils dans l'ordre des Turbellariés.

Rhabdocèles.

Macrostomum.

Dendrocèles.

Prorhynchus.

Dinophilus.

Némertiens.

3° L'ovule se forme de la même manière chez tous les Turbellariés :

Primitivement les vésicules germinatives sont tenues en suspension dans

un liquide visqueux, transparent, finement granuleux : c'est du protoplasme. Les germes se forment aux dépens de ce protoplasme à noyaux, qui n'est autre chose que le contenu d'une cellule considérablement agrandie, dont le noyau s'est multiplié, et qui se fendille autour des vésicules germinatives, de façon à donner naissance à un grand nombre de cellules-filles; puis, il se charge d'éléments vitellins réfractant fortement la lumière, qui, tantôt se développent dans une glande distincte, tantôt prennent naissance dans l'organe même où se sont formées les parties essentielles de l'œuf.

Nous l'avons dit, ces granules ou corpuscules vitellins sont engendrés, chez la plupart des Rhabdocèles, dans des cellules épithéliales, qui, généralement, ne mettent en liberté leur produit qu'après la résorption de leurs parois, ce qui a lieu dans les glandes mêmes où ces cellules ont pris naissance. Ils peuvent être alors absorbés isolément par le protoplasme de la cellule-œuf (*Prostomum caledonicum*). Mais il arrive aussi que les cellules chargées d'éléments nutritifs vont s'appliquer sur une cellule germinative, et que leur désorganisation ne se produit que plus tard (*Prorhynchus*).

Chez les Dendrocèles et les Némertiens, les éléments vitellins sont élaborés directement dans le protoplasme de la cellule-œuf, et dans le *Prorhynchus*, on trouve la transition entre ces deux modes de formation des éléments nutritifs du vitellus : une partie des éléments vitellins se forme dans le protoplasme de la cellule-œuf, une autre partie se forme dans des cellules vitellines distinctes.

L'œuf ainsi constitué s'entoure d'une coque, de nature chitineuse. Quelquefois il existe une coque commune pour deux ou plusieurs œufs¹. Quelquefois l'œuf s'entoure d'une couche de matière albuminoïde sécrétée par une glande spéciale. M. Keferstein a signalé tout récemment ce fait chez les Planaires. En 1853 M. Max Schultze l'avait observé chez les Némertiens.

¹ Dans le *Vortex Baltica* on trouve toujours deux œufs dans une même coque (Max Schultze, *Beiträge zur Naturgeschichte der Turbellarien*. Pl. IV, fig. 2).

Il en existe toujours plusieurs dans une coque commune chez le *Vortex vittata* (P.-J. Van Beneden, *Mém. sur les Turbellariés*. Pl. V, fig. 5).

Le même fait a été observé chez les Némertiens par Max Schultze (*Zeitschrift für wiss. Zool.*) et chez les Dinophilus par O. Schmidt (*Beiträge zur Naturg. der Turbellarien*).

II. — CONSTITUTION DE L'OEUF.

Chez tous les Turbellariés l'œuf est composé des mêmes parties essentielles, qui sont :

1° Une vésicule germinative transparente qui renferme une tache germinative; c'est un petit corpuscule réfractant fortement la lumière, dans lequel on observe souvent une tache claire;

2° Un vitellus où il faut distinguer deux parties bien distinctes : *a.* Un protoplasme, liquide visqueux, transparent, quoique finement granuleux, qui d'abord existe seul autour de la vésicule germinative; *b.* Des éléments réfractant fortement la lumière, des gouttelettes graisseuses et d'autres de nature albuminoïde, qui ne viennent que plus tard charger le protoplasme, en lui enlevant sa transparence et sa clarté; chez quelques Rhabdocèles ces deux éléments semblent rester distincts, comme on l'observe chez les Cestoïdes et les Trématodes (*Convoluta paradoxa* Clprd.);

3° Quant aux enveloppes de l'œuf et à ses parties accessoires, on trouve dans les divers groupes de Turbellariés quelques différences : *a.* Chez les Rhabdocèles, le vitellus est généralement entouré d'une coque chitineuse; tantôt chaque œuf a sa coque propre, d'autres fois plusieurs œufs sont entourés d'une enveloppe commune (*Vortex baltica*); *b.* Dans certains cas, cette membrane chitineuse paraît être remplacée par les parois mêmes du tube ovarien, qui s'étrangle autour de l'œuf et lui sert d'enveloppe. C'est ce qui semble résulter des recherches de M. Max Schultze sur le *Prorhynchus* et sur les *Macrostomum*.

Chez plusieurs Némertiens et, en particulier, chez le *Tetrastemma obscurum*, chaque œuf est entouré d'une membrane, dont la signification n'est pas déterminée.

4° Quelquefois on trouve entre le vitellus et la coque une couche de substance transparente, de nature albuminoïde. Elle a été reconnue par M. Keferstein chez les *Leptoplana tremellaris*, par M. Max Schultze chez plusieurs Némertiens; je l'ai observée chez les *Tetrastemma*.

III. — DÉVELOPPEMENT DES TURBELLARIÉS.

Un nombre assez considérable de travaux ont été publiés sur le développement de ces animaux ; mais le but principal de ces recherches a toujours été l'étude du mode de formation des organes et l'examen de la question de savoir si les Turbellariés présentent ou non des métamorphoses et si l'on trouve chez eux des exemples de génération alternante. Ils ont été très-peu étudiés au point de vue histogénique, et c'est précisément cette partie de l'histoire de leur développement qui nous intéresse le plus pour la question qui nous occupe. Ce qu'il nous importe de savoir, c'est la relation qui existe entre l'œuf et les premières cellules de l'embryon, et comment celles-ci dérivent de l'œuf. Quoiqu'aucun travail n'ait été fait à ce point de vue, on trouve cependant, dans différents mémoires, des renseignements importants sur les premiers phénomènes embryonnaires de quelques Turbellariés, et ces données suffisent pour suppléer au manque de recherches personnelles, que le temps et les circonstances ne m'ont pas permis d'effectuer.

1° *Dendrocèles.*

Dans ce groupe rentrent aujourd'hui un nombre assez considérable de genres et, en particulier, le genre *Planaria* qui est un des plus nombreux et des plus intéressants : il comprend des espèces aquatiques et des espèces terrestres ; les unes vivent dans l'eau salée, les autres dans l'eau douce ; on en trouve beaucoup, surtout dans les contrées tropicales, qui rampent sur le sol humide, tandis que d'autres espèces se rencontrent toujours sur les arbres.

C'est le groupe des Planaires qui a été l'objet du plus grand nombre de travaux embryogéniques. En 1841 M. von Siebold ¹ reconnut dans les œufs nouvellement pondus des Planaires d'eau douce des globes vitellins à noyau. C'est par la fusion de ces globes, dit-il, que se forme l'embryon.

En 1854 M. Girard ² publia des études intéressantes sur le développement

¹ *Ueber die Dotterkugeln der Planarien.* MONATSBERICHT DER BERLIN. AKAD., 1841, p. 85.

² *Researches upon Nemerteans and Planarians*, by Ch. Girard. *Embryonic development of Planocera elliptica*, Philadelphia, 1854. M. Girard avait fait des communications moins complètes sur l'embryogénie des *Planocera* :

1° Dans les *Proceed. Amer. Assoc.*, 2^d meet. held at Cambridge, 1849.

2° Dans les *Proceed. Boston. Soc. of nat. Hist.*, III, 1850.

de la *Planocera elliptica*. Il a suivi le phénomène du fractionnement dans toutes ses phases et figuré avec une exactitude parfaite tous les états du développement.

M. Girard admet la disparition de la vésicule germinative; elle est remplacée par un corps de nouvelle formation, qui présente les caractères de la vésicule germinative, sauf cependant que ses contours sont moins nets : « In its general appearance this clear space reminds us of the germinative vesicle, from which it differs, however, in not being circumscribed by a defined membrane, whence its vague outline, and also in being proportionnally larger. »

Aussitôt que cette tache s'est divisée en deux portions, le premier globe vitellin se fractionne. Les deux nouveaux globes donnent lieu au même phénomène, et ceci se continuant, il arrive un moment où la membrane de l'œuf est remplie de globes très-petits à noyaux, qui finissent par se fondre en une masse commune, et l'œuf rentre dans son état primitif. Un temps de repos s'établit alors; puis, le vitellus s'éclaircit à sa surface, tandis que de grandes cellules apparaissent au centre; la périphérie se couvre de cils vibratiles et l'embryon est formé.

Il est bien évident que M. Girard, qui a observé avec beaucoup d'exactitude les premières phases du développement, a mal interprété les phénomènes : il ne comprend pas plus le but du fractionnement, qu'il ne voit la cause de l'éclaircissement du vitellus à la périphérie de l'œuf. Mais l'exactitude avec laquelle il a reproduit tout ce qu'il a vu nous permet d'interpréter les phénomènes, tout aussi bien que si nous les voyions se produire sous nos yeux.

D'abord, quant à la disparition de la vésicule germinative, nous ne pouvons l'admettre. Ce n'est pas ici la place de donner toutes les raisons qui nous portent à croire que sa disparition, chez les Turbellariés aussi bien que dans les autres groupes où on l'a admise, n'est pas une réalité, mais une simple apparence; qu'il nous suffise de dire que M. Keferstein a constaté chez des Planaires très-voisines de celle que M. Girard a observée la division de la vésicule germinative. Et le savant américain lui-même a observé la division de ce qu'il appelle « *clear space*. » Mais il croit que la vésicule germinative disparaît d'abord pour être remplacée par cette tache claire.

M. Girard ne voit aucune corrélation entre le fractionnement du vitellus et la formation de l'embryon; mais il est parfaitement établi aujourd'hui que le fractionnement n'est qu'une première phase de la formation du blastoderme ¹; que chaque globe vitellin est une cellule chargée d'éléments nutritifs qui, à la fin du fractionnement, se séparent du protoplasme de la cellule et se portent au centre de l'œuf, tandis que les cellules vont former à la périphérie une zone claire, que M. Girard a fort bien vue, mais sans comprendre ni la manière dont elle se forme, ni sa constitution, ni sa signification.

Les grandes cellules, qu'il fait paraître au centre de l'œuf, ne sont que des masses vitellines résultant du phénomène du *fendillement*. Ces corps arrondis n'ont aucun des caractères d'une vraie cellule.

En 1865 parut un travail posthume de M. Knappert sur le développement des Planaires d'eau douce ². Cet excellent observateur reconnut la division du vitellus; il observa que quand l'œuf s'est divisé en trente-deux globes, on distingue une couche périphérique plus claire, formée de petites vésicules qui lui ont paru n'être que les portions externes des globes, opaques dans leur partie centrale. M. Knappert n'a pas suivi plus loin le développement: « Omtrent dit ontwikkelingstijdperk in meer bijzonderheden te treden, zou, naar mijne wijze van zien, voorbarig en gewaagt zijn. » Et, se bornant à l'exposé des faits, il ne tente pas de donner une explication des phénomènes qu'il a vus se produire sous ses yeux.

Cette observation doit être rapprochée de celle que nous avons faite, M. Émile Bessels et moi ³, sur les crustacés Amphipodes, les Chondracanthes et les Copépodes, et l'explication que nous avons donnée du phénomène rend parfaitement compte de ce qui se passe ici.

J'ai exposé plus haut comment l'œuf se forme chez les Planaires et comment, dans le protoplasme parfaitement transparent et homogène, qui entoure

¹ Édouard Van Beneden et Émile Bessels, *Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes*, MÉM. COUR. ET DES SAV. ÉTR. DE L'ACAD. ROY. DE BELGIQUE, t. XXXIV.

² Knappert, *Bijdragen tot de ontwikkelings-geschiedenis der zoetwater Planarien*; Utrecht, 1865.

³ Édouard Van Beneden et Émile Bessels, *ibid.*

primitivement la vésicule germinative, se déposent successivement des éléments nutritifs réfringents. La cellule-œuf se divise, et chaque globe vitellin est comme l'œuf primitif une cellule chargée d'éléments hétérogènes. A la fin du fractionnement, les éléments nutritifs, en suspension dans le protoplasme des cellules-globes, se portent au centre de l'œuf, et il ne reste à la périphérie qu'une zone protoplasmique claire, formée de cellules qui sont tout simplement les globes vitellins débarrassés des éléments nutritifs dont leur protoplasme était chargé.

Tout dernièrement parut le beau travail de M. Keferstein sur l'anatomie et l'embryogénie des Planaires marines, dont nous avons déjà eu plusieurs fois l'occasion de parler.

Le savant professeur de Göttingen a suivi chez le *Leptoplana tremellaris* le fractionnement du vitellus et la formation du blastoderme. Après la division de la vésicule germinative, l'œuf se divise en deux globes qui se fractionnent bientôt eux-mêmes. A ce moment, on voit les quatre globes donner naissance à un bourgeon clair et finement granuleux; ces bourgeons se séparent par étranglement des globes primitifs et ils constituent quatre petits globes transparents, à côté des quatre globes primitifs beaucoup plus volumineux et beaucoup plus opaques. Les quatre petits globes se multiplient et se divisent, tandis que les quatre grands restent stationnaires. Les cellules, résultant de la division des quatre petits globes, forment une zone cellulaire qui s'étend de plus en plus et qui finit par entourer complètement les quatre grands; dès lors le blastoderme est formé.

Il est clair pour nous, que les quatre petits globes sont formés par la substance protoplasmique qui se sépare des éléments vitellins, dès le début du fractionnement. Ils sont les quatre premières cellules du blastoderme, qui se multiplient et constituent une zone cellulaire, qui s'étend progressivement et finit par englober entièrement la matière nutritive condensée dans les quatre grands globes.

Le phénomène décrit par M. Keferstein avait été observé dès 1851 par M. Girard chez le *Polycælis variabilis*¹. Tout dernièrement le fraction-

¹ *Researches upon Nemerteans and Planarians*, by Ch. Girard; Philadelphia, 1854.

nement total du vitellus a été reconnu chez le *Polycælis Laevigatus* par M. Léon Vaillant ¹. Il n'a rien ajouté aux faits observés par les naturalistes dont nous venons de citer les travaux, au moins pour ce qui regarde le développement des Planaires.

2° Rhabdocèles.

On connaît très-peu de chose sur les premiers phénomènes embryonnaires de ces animaux. M. O. Schmidt, le seul, à notre connaissance, qui en dise un mot, a constaté que les œufs des Rhabdocèles, chez lesquels il avait reconnu l'appareil femelle constitué de deux glandes distinctes, présentent le phénomène du fractionnement total du vitellus. C'est un fait extrêmement important à enregistrer. Il montre bien que le produit du vitellogène n'est point l'analogue de l'albumen de l'œuf des oiseaux, mais qu'il représente véritablement une partie du vitellus.

3° Némertiens.

Le fractionnement total du vitellus a été observé chez les *Dinophilus* par M. Oscar Schmidt ² et M. P.-J. Van Beneden ³. Le même phénomène a été observé par M. Van Beneden chez le *Polia involuta*, ce Némertien si singulier qui vit dans une gaine membraneuse, au milieu des œufs que le *Cancer mænas* porte sous l'abdomen ⁴. M. Max Schultze a vu la segmentation se produire avec une régularité remarquable chez plusieurs Némertiens de la mer Baltique; il proteste énergiquement contre l'opinion émise par M. Desor, qui avait cru observer que ce phénomène se produit chez les Némertes avec une grande irrégularité ⁵.

¹ Remarques sur le développement d'un Planariée dendrocèle, par M. Léon Vaillant; Montpellier, 1868.

² O. Schmidt, *Neue Beiträge zur Naturgeschichte der Wurmer*. — Iena, 1848, p. 8.

³ P.-J. Van Beneden, *Recherches sur les Turbellariés*, t. XXXII des MÉM. DE L'ACAD. ROYALE DE BELGIQUE, p. 29.

⁴ *Ibid.*, p. 21.

⁵ *Zeitschrift für wiss. Zool.*, Bd. IV, pp. 180 et 181.

Aucun de ces naturalistes ne s'est prononcé sur la relation existant entre les globes vitellins et les premières cellules du blastoderme. N'ayant aucunement pour but l'étude de l'histogénie de ces animaux, ils ne se sont guère occupés de la question de savoir quelle relation existe entre les cellules blastodermiques et les globes vitellins. Il me semble qu'on peut admettre très-rationnellement qu'il existe ici, entre les globes vitellins et les premières cellules embryonnaires, la même relation qui unit les globes aux cellules chez les autres animaux où le fractionnement se produit, et, en particulier, chez les Planaires. Cela est d'autant plus plausible, que chez l'embryon des Némertiens, aussi bien que dans celui des Planaires, une couche cellulaire ciliée entoure une masse de substances nutritives, qui, comme chez les Planaires, n'est que la substance nutritive du vitellus.

IV. — NÉMATODES.

Parmi les animaux où l'existence d'une double glande pour la formation des œufs a été signalée se trouvent encore les Nématodes. Il est vrai, les deux glandes ne constituent pas chez ces animaux deux organes distincts, comme chez les Trématodes, les Cestoïdes et beaucoup de Turbellariés; un même tube donne naissance à toutes les parties de l'œuf; mais dans ce tube il y a néanmoins diverses parties à distinguer; il y a division du travail : la portion terminale, en cul-de-sac, sert à la formation des germes, tandis que, dans une partie située à une certaine distance de l'extrémité du cul-de-sac, est localisée la fonction de la formation des éléments nutritifs du vitellus. Nous trouvons donc ici une division réelle du travail physiologique, en même temps qu'une tendance à la fusion des organes, et, à ce point de vue, l'appareil sexuel des Nématodes fait la transition entre un appareil à double glande et un ovaire simple.

La connaissance de cet appareil sexuel et l'étude de la formation de l'œuf chez ces animaux nous fourniront des résultats intéressants pour la solution de la question qui nous occupe : montrer les analogies et les différences qui existent entre le mode de formation et la constitution de l'œuf chez les animaux où une double glande concourt à sa production, et ceux où l'œuf

se forme dans un organe unique, comme c'est le cas pour les mammifères et les oiseaux.

L'étude de la formation de l'œuf exige la connaissance préalable de la constitution de l'appareil où il prend naissance; et cette étude est d'autant plus nécessaire ici que plusieurs travaux récents ne font plus mention de cette division de l'ovaire en deux glandes distinctes. La connaissance de la composition et de la structure de l'ovaire est aussi indispensable, pour l'étude du mode de formation de l'œuf, que celle des premiers phénomènes embryonnaires pour la détermination de la signification des divers éléments qui le constituent. Nous aurons donc à examiner :

- 1° La constitution de l'appareil femelle;
- 2° Le mode de formation de l'œuf et sa constitution;
- 3° Les premières phases du développement;
- 4° La signification des divers éléments constitutifs de l'œuf. Ce dernier point sera traité dans la seconde partie de ce mémoire.

I. — APPAREIL FEMELLE.

Les anciens helminthologistes, comme Tyson, Redi, Werner, Rudolphi et Cloquet, ont fait successivement l'étude macroscopique de l'appareil sexuel des Nématodes. Ils ont montré que cet appareil se constitue généralement de deux cœcums plus ou moins allongés, se confondant près de l'ouverture sexuelle en un canal excréteur commun; mais ils ne se sont guère occupés de l'étude des produits des glandes et de la structure de ces organes.

M. von Siebold ¹ reconnut bientôt la nécessité d'employer le microscope, qui venait de subir de grands perfectionnements, pour l'étude anatomique de cet appareil, et, dès 1837, il donna des notions assez exactes sur le mode de formation des œufs chez les Nématodes. Dans son anatomie comparée ² il admet qu'il faut distinguer dans le tube sexuel des Nématodes quatre parties distinctes, l'ovaire, l'oviducte, l'utérus et le vagin.

Mais les divisions de M. von Siebold ne reposaient que sur des considé-

¹ Von Siebold dans *Burdach s' Physiologie*. Trad. franç. 1838, t. III, p. 59.

² Von Siebold. *Anatomie comparée*. Trad. franç. 1849, t. I, p. 151.

rations physiologiques ; M. Meissner ¹ y distingua six parties distinctes : le germigène, le vitellogène, l'albuminigène, l'oviducte, l'utérus et le vagin ; en même temps il montra que la structure des parois du tube sexuel n'est pas la même dans toute son étendue et il s'efforça de démontrer que ces différences sont directement en rapport avec le rôle physiologique attribué aux différentes parties du tube sexuel. Bisschoff ² reconnut le premier que les grandes cellules épithéliales de l'oviducte et de l'utérus présentent des prolongements singuliers, qu'il désigna sous le nom de conules épithéliaux, et il soutint tout à fait à tort (ce qui donna lieu à une discussion célèbre) que les prétendus spermatozoïdes, dont Nelson et Meissner avaient signalé l'existence dans l'oviducte de l'*Ascaris mystax*, du *Mermis albicans* et de beaucoup d'autres Nématodes, n'étaient que des conules épithéliaux détachés des cellules qui leur avaient donné naissance.

Dans ces derniers temps les Nématodes ont été l'objet de nombreuses recherches, et nous citerons avant tout celles de MM. Claparède ³, Munck ⁴, Eberth ⁵, Schneider ⁶ et Leuckart ⁷, d'où il résulte clairement que l'appareil sexuel femelle des Nématodes consiste en un tube unique partant de la vulve, qui, à une certaine distance de l'ouverture sexuelle, se divise généralement en deux branches terminées en cul-de-sac. Quelquefois, au lieu de deux, on trouve trois, quatre et même cinq cœcums. Dans chacun d'eux il faut distinguer quatre parties distinctes : le vagin, l'utérus, l'oviducte, faisant en même temps fonction de vésicule séminale, enfin l'ovaire.

1° Le vagin se constitue d'une membrane anhiste, qui est en continuité,

¹ Beiträge zur Anatomie und Physiologie von *Mermis albicans*. — ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL. Bd. 5. 1855.

² Wiederlegung des von Dr Keber bei den Najaden und Dr Nelson bei den Ascariden behaupteten Eindringens der Spermatozoiden in das Ei. Giessen, 1855.

³ Éd. Claparède, De la formation et de la fécondation des œufs chez les vers Nématodes. Genève, 1859, p. 14.

⁴ Ueber Ei- und Samenbildung und Befruchtung bei den Nematoden, von Hermann Munck. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., 1858.

⁵ J. Eberth, Die Generationsorgane von *Trichocephalus dispar*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., t. X, 1860, pp. 585 et suivantes, pl. XXXI.

⁶ Schneider, Monographie der Nematoden. Berlin, 1866.

⁷ Leuckart, Die menschlichen Parasiten, 2^{de} Bd., 1^{re} Lief. Leipzig et Heidelberg, 1867.

à la vulve, avec la cuticule externe de la peau. J'ai représenté (pl. V, fig. 17) une coupe du vagin du *Dacnites du congre*. On y reconnaît parfaitement cette membrane, qui circonscrit la cavité du vagin; immédiatement en dehors on trouve une couche d'un tissu finement granuleux, tenant en suspension des noyaux. Elle est recouverte à l'extérieur par une couche de fibres musculaires, les unes, longitudinales, les autres, circulaires. Quelquefois les fibres circulaires manquent (*Strongylus*, Schneider);

2° et 3° *Les parois de l'utérus et de l'oviducte* se constituent d'une seule couche de cellules, supportées par une membrane externe sans structure. Ces cellules donnent naissance à des prolongements, que Bisschoff a désignés sous le nom de *conules épithéliaux*. Ces productions épithéliales, généralement obscurcies par la présence à leur intérieur de granules pigmentaires, varient beaucoup de forme et de grandeur, dans les différents groupes. La figure 18 de la planche V représente une coupe du tube sexuel du *Dacnites* faite au niveau de cette région de l'oviducte, où séjournent les spermatozoïdes (préparation alcoolique). En général, l'utérus et l'oviducte sont recouverts extérieurement par une couche musculaire, qui cependant vient à manquer dans certains cas. M. Schneider n'a pas reconnu de traces de cette couche musculaire dans les genres *Leptodera* et *Pelodera*.

4° La structure de la paroi de l'ovaire est parfois identique à celle des testicules : formées l'une et l'autre d'une membrane anhiste, elles s'épaississent généralement à l'extrémité en cul-de-sac et renferment souvent dans cet épaississement un noyau de cellule. Généralement cette membrane présente à sa face interne un revêtement épithélial (*Stroma*, Schneider) dont la forme et le développement varient considérablement. Le plus souvent les noyaux seuls sont nettement reconnaissables; c'est le cas, par exemple, dans le genre *Dacnites*. On trouve immédiatement sous la membrane anhiste des noyaux qui, par leur opacité, se distinguent nettement des jeunes vésicules germinatives. Le plus souvent, ce revêtement cellulaire atteint son maximum de développement à l'extrémité même du tube sexuel; M. Schneider signale des Nématodes où ce stroma remplit complètement la partie terminale du testicule ou de l'ovaire (*Leptodera appendiculata*); d'autres fois, c'est dans le vitellogène qu'elle prend un certain degré de développement. Chez les Asca-

rides, elle se constitue de cellules ayant la forme de bandelettes allongées, terminées en fibrilles et disposées parallèlement les unes à côté des autres. Quelquefois on distingue nettement leur noyau; d'autres fois, il n'est guère possible de le reconnaître.

L'ovaire, comme le testicule, renferme à son intérieur une substance fondamentale, granuleuse, tenant en suspension des noyaux de cellules. Souvent le revêtement épithéléal est nettement séparé de la masse germinative; mais ce n'est pas le cas chez les *Dacnites* et plusieurs autres Nématodes.

Nous n'avons trouvé chez les *Cucullanus* aucune trace de ce revêtement épithéléal de l'ovaire : toute la cavité du tube sexuel est occupée par les germes en voie de développement.

Généralement, les limites des diverses parties du tube sexuel sont marquées à l'extérieur par des incisions ou des rétrécissements du tube, qui peuvent néanmoins manquer quelquefois.

II. — FORMATION DES OEUFS.

Bien des opinions contradictoires ont été émises sur la question de savoir comment se forment les produits sexuels chez les Nématodes : des discussions sur divers points relatifs à la formation des produits sexuels et à la fécondation, qui durèrent pendant plusieurs années et qui ne sont pas closes depuis longtemps, eurent pour résultat d'attirer sur ces animaux l'attention d'un grand nombre de naturalistes; et il en est résulté que l'appareil sexuel des Nématodes et le procédé que suit la nature dans la production des œufs et des spermatozoïdes sont fort bien connus aujourd'hui. MM. von Siebold, Kölliker, Reichert, Nelson, Meissner, Bisschoff, Allen Thompson, P.-J. Van Beneden, Claparède, Munck, Eberth, Leuckart et Schneider ont contribué tous à l'avancement de nos connaissances sur cet appareil, si simple en apparence et, en réalité, si difficile à débrouiller.

Dès 1837, M. von Siebold avait reconnu que l'extrémité aveugle du tube sexuel renferme des vésicules transparentes, et que c'est plus loin seulement que se forme le vitellus. Mais l'illustre helminthologiste ne déterminait pas la

signification de ce liquide à vésicules. M. Kölliker ¹, le premier, y reconnut des vésicules germinatives, qui, d'après lui, se développaient par formation libre. Reichert ² les prit pour des cellules complètes et les désigna sous le nom de cellules-mères des œufs, croyant qu'elles se multipliaient par division; tandis que Nelson ³, dans son mémoire sur l'*Ascaris mystax*, les considère comme des vésicules germinatives provenant de granulations tuméfiées. En 1850, M. Meissner ⁴ émit, sur la question de la formation des œufs, des idées toutes nouvelles. L'extrémité du cœcum ovarien donne naissance à des cellules complètes, qui peu à peu s'écartent du point où elles se sont formées et qui bientôt donnent naissance, à leur surface, à des bourgeons qui sont destinés à devenir chacun un œuf distinct. Ces bourgeons forment une véritable auréole autour de la cellule-mère et restent attachés à celle-ci par un pédicule. Les cellules-mères, superposées les unes aux autres, forment, au centre de l'ovaire, le rachis que Eschricht ⁵ venait de signaler chez beaucoup de Nématodes, et donnent naissance, à leur intérieur, aux éléments vitellins, qui passent dans les œufs par les pédicules creux qui les rattachent à l'axe central. Le pédicule finit par se rompre, et de là résulte dans la membrane de l'œuf un orifice destiné à permettre l'entrée des spermatozoïdes, un vrai micropyle.

La théorie de Meissner fut combattue par Bisschoff ⁶ et Allen Thompson ⁷;

¹ Kölliker, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere*. MULLER'S ARCHIV., 1845.

² Reichert, *Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Samenkörperchen, bei den Nematoden*. MULLER'S ARCHIV., 1847.

³ Nelson, *The reproduction of the Ascaris mystax*. — *Philosophical Transactions of the Royal Society*, 1852. Part. II.

⁴ Meissner, *Beiträge zur Anatomie und Physiologie von Mermis albicans*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., Bd. V. Déc. 1853, et aussi : *Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., Bd. VI, 1854.

⁵ Eschricht, *Froriep's neue Notizen*, 1848. N° 318.

⁶ Bisschoff, *Wiederlegung des von Dr Keber bei den Najaden und Dr Nelson bei den Ascariden behaupteten Eindringens der Spermatozoiden in das Ei*, Giessen, 1853. — Aussi *Ueber Ei und Samenbildung und Befruchtung bei Ascaris mystax*. — ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., 1853.

⁷ Allen Thompson, *Ueber die Samenkörperchen, die Eier und die Befruchtung der Ascaris mystax*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., VIII, 1856.

mais c'est surtout à Claparède ¹ et à Munck ² que revient l'honneur d'avoir fait rentrer la science dans la véritable voie, en opposant à la théorie de Meissner des faits observés avec un grand talent et discutés avec une rare sagacité.

Leurs observations sur le mode de formation de l'œuf, fortifiées par celles que M. Eberth ³ fit, peu de temps après, sur les Trichocéphales, reçurent une confirmation complète dans les magnifiques recherches de M. Schneider ⁴, qui suivit le développement de l'appareil sexuel depuis son apparition, et qui jeta ainsi un jour tout nouveau sur toutes les questions relatives à la reproduction chez les Nématodes. Enfin, M. Leuckart ⁵, en résumant dans son grand travail : *Die menschlichen Parasiten*, l'état actuel de la science sur l'anatomie, la physiologie et l'embryogénie des vers, est venu confirmer par un grand nombre d'observations propres et par l'autorité de son nom, la plupart des résultats signalés dans les travaux dont nous venons de parler.

Pour procéder méthodiquement dans l'exposition du mode de formation de l'œuf, j'aurais pu exposer les résultats des nombreuses recherches entreprises, dans ces dernières années, sur son mode de formation chez les Nématodes, et faire après cela l'exposé des recherches que j'ai pu faire moi-même. Mais j'ai préféré traiter successivement les diverses questions particulières que comprend le problème si compliqué de la formation de l'œuf chez les Nématodes, en faisant remarquer, dans la solution de chacune d'elles, la part qui revient à chaque auteur.

1° *Quelle est la nature du contenu de la partie terminale de l'ovaire?*

MM. Claparède et Munck ont montré que, chez la plupart des Nématodes, cette partie du tube sexuel est occupée par un liquide fondamental

¹ Claparède, *De la formation et de la fécondation des œufs chez les vers Nématodes*, par Éd. Claparède. Genève, 1859.

² Munck. *Ueber Ei und Samenbildung und Befruchtung bei den Nematoden*, von Herm. Munck. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., 1858.

³ Eberth, *Die Generationsorgane von Trichocephalus dispar*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., t. X, 1860.

⁴ Schneider, *Monographie der Nematoden*, Berlin, 1866.

⁵ R. Leuckart, *Die menschlichen Parasiten*, II^{de} Bd. 1^{ste} Lief., 1867.

homogène, finement granuleux, toujours transparent et tenant en suspension des noyaux clairs pourvus d'un nucléole. Ces noyaux ne sont pas autre chose que les jeunes vésicules germinatives.

M. Schneider a fait voir que tout l'appareil sexuel des Nématodes provient d'une cellule primitive, qui s'allonge en un tube en même temps que son noyau se multiplie. Le tube ovarien des Nématodes a donc la même signification que les capsules sexuelles des Némertiens, qui, d'après mes observations sur le développement de l'ovaire chez le *Tetrastemma obscurum*, ne sont qu'une cellule considérablement agrandie dont le noyau s'est multiplié.

M. Schneider a montré que la cellule qui doit donner naissance à l'ovaire est d'abord arrondie; bientôt elle s'allonge en affectant une forme tubulaire; le tube s'élargit dans la partie médiane, et là le contenu de la cellule primitive commence à se différencier, de façon à former deux couches distinctes dont l'une, externe, qu'il appelle *Stroma*, donne naissance aux cellules épithéliales de l'utérus et de l'oviducte, tandis que la partie médiane, la colonne germinative (*Keimsäule*), formée du contenu de la cellule primitive tenant en suspension des noyaux, se porte à l'extrémité du tube qui doit devenir l'ovaire. Ce contenu, qui remplit primitivement l'ovaire tout entier, est le même qui se retrouve plus tard dans la partie terminale seulement du tube sexuel; et les premiers œufs se forment aux dépens de ce liquide à noyaux, absolument comme plus tard les œufs se développent aux dépens de la masse protoplasmatique à noyaux qui remplit la portion terminale de l'ovaire.

M. Eberth a montré que le même liquide à noyaux se trouve chez les Trichocéphales, à côté desquels M. Schneider a rangé les Trichosomes et les Trichines. Seulement, chez ces vers cette masse ne remplit pas l'extrémité du cœcum ovarien, mais se trouve dans toute la longueur de l'ovaire. Cependant, au lieu de remplir toute la largeur de cet organe, ce liquide fondamental se trouve déposé à un des côtés seulement; et en supposant qu'il se trouve à droite, l'œuf, en se portant de droite à gauche, passe par les mêmes phases qu'il parcourt chez les autres Nématodes, en se portant d'une extrémité à l'autre du tube sexuel. Les premiers rudiments des œufs se

trouvent à droite de l'ovaire, les œufs mûrs à gauche, tandis que chez les Ascarides et la plupart des Nématodes, les germes se forment à une extrémité du tube sexuel, et les œufs mûrs se trouvent à l'autre extrémité.

Toutes nos observations sur les Nématodes concordent parfaitement avec celles de MM. Claparède, Munck, Schneider et Leuckart, pour ce qui est relatif à la nature du contenu de la partie terminale de l'ovaire. Chez les *Dacnites*, les *Ascaris* et les différentes espèces d'un genre nouveau propre aux poissons Plagiostomes, que nous proposons de désigner sous le nom de *Coronella*, les *Strongylus*, etc., la partie terminale de l'ovaire est remplie, comme chez les Ascarides, de noyaux de cellules, renfermant généralement un petit nucléole réfringent. Ces noyaux sont séparés les uns des autres par un liquide visqueux, finement granuleux et contractile, et sont bien certainement les jeunes vésicules germinatives. D'après toutes les observations que j'ai pu faire chez les Trématodes, les Cestoïdes et les Turbellariés, les jeunes vésicules germinatives sont primitivement suspendues là aussi dans une masse protoplasmique commune, qui ne se condense et ne se délimite autour des vésicules germinatives que quand ces noyaux cellulaires ont atteint des dimensions assez considérables. Mais primitivement chez les vers Trématodes et les Cestoïdes, aussi bien que chez les Turbellariés et les Nématodes, les germes, distincts seulement par leur noyau, se confondent par leur contenu en une masse commune.

Il est remarquable que l'on ne connaisse pas encore positivement par quel moyen les vésicules germinatives se multiplient dans ce liquide fondamental. Chez les Nématodes, je n'ai jamais réussi à voir leur division; mais, chez les Trématodes, j'ai vu très-souvent les noyaux en suspension dans le protoplasme commun se multiplier par division.

Claparède avait remarqué, et j'ai eu plusieurs fois l'occasion de faire cette observation, que le *Cucullanus elegans*, si remarquable par tant de particularités qui lui sont propres, se distingue encore de tous les autres Nématodes en ce que, chez lui, on voit les limites des jeunes ovules *jusque dans le fond même du germigène*; et, d'un autre côté, tandis que chez aucun Nématode il n'est possible d'observer une multiplication des œufs par voie de division, on voit cette division s'effectuer chez les *Cucullanus*, non-seule-

ment à l'extrémité du cœcum ovarien, mais dans toute la longueur de l'ovaire où l'on ne peut distinguer un vitellogène et un germigène, mais qui est germigène dans toute sa longueur (pl. VI, fig. 10, 11 et 16 d).

2° *Comment se forment les cellules germinatives, les ovules, et quelle est la signification du rachis qui se rencontre dans l'ovaire d'un si grand nombre de Nématodes?*

Ce sont encore les recherches de MM. Claparède et Munck qui ont montré comment les jeunes œufs se forment aux dépens du liquide fondamental à vésicules germinatives, qui remplit, chez les Nématodes adultes, la partie terminale du tube sexuel.

M. Schneider, en suivant le développement des organes sexuels, a vu les premiers ovules se former aux dépens de la colonne germinative, absolument comme MM. Claparède et Munck l'avaient observé pour la formation des ovules chez les adultes.

M. Leuckart a confirmé par ses propres observations celles qui avaient été faites par MM. Claparède et Munck, d'un côté, par M. Schneider, de l'autre.

Je décrirai le phénomène tel qu'il se produit chez les *Dacnites*. Les observations que j'ai faites sur un bon nombre de Nématodes confirment les recherches de mes devanciers et contribueront à établir l'uniformité complète dans l'oogenèse chez tous les Nématodes.

J'ai vu chez les *Dacnites* les jeunes ovules se former aux dépens du liquide protoplasmique à noyaux qui occupe l'extrémité aveugle du tube sexuel. A une certaine distance de l'extrémité aveugle du cœcum ovarien, la colonne germinative présente à sa surface des bosselures séparées entre elles par des sillons, qui s'avancent progressivement vers l'axe central de l'ovaire. Si l'on examine le contenu de l'ovaire, soit sur une coupe, soit après avoir déchiré les parois de l'organe à une certaine distance de son extrémité aveugle, on trouve qu'il se constitue d'une masse homogène régulièrement lobulée à sa surface, et que chaque lobe renferme une vésicule germinative (pl. V, fig. 2 et 3). Plus avant dans le vitellogène, les sillons qui séparaient primitivement

les divers lobes, sous forme de simples échancrures, se sont considérablement avancés vers le centre de l'ovaire, et l'on voit alors que chaque lobe est devenu un œuf distinct (pl. V, fig. 4). Tous ces œufs sont portés sur des pédicules autour d'un rachis central. *Le rachis n'est donc qu'un reste, non encore divisé, de la colonne germinative primitive.* A mesure que l'on s'approche de la vésicule séminale, le rachis diminue de volume; les pédicules deviennent de plus en plus grêles et ils finissent par se détacher les uns des autres. L'œuf est alors pyriforme; il se prolonge à sa petite extrémité en un filament qui est le reste du pédicule (pl. V, fig. 6).

Mais bientôt le filament se fond dans la masse de l'œuf, comme les prolongements éphémères que portent par moments les globules blancs du sang ou les spermatozoïdes des Nématodes se refondent au bout d'un certain temps dans la masse commune.

L'œuf prend alors une forme arrondie ou ovale, très-régulière; il passe dans l'oviducte, où des spermatozoïdes l'attendent pour le féconder (pl. V, fig. 8). Les œufs se forment ainsi, chez les *Dacnites*, absolument comme M. Claparède l'a observé chez l'*Ascaris mystax* et l'*Ascaris suilla*.

M. Claparède avait divisé les Nématodes, au point de vue de la formation de l'œuf et de leur disposition dans l'ovaire, en deux types distincts : le premier comprenait tous les Nématodes où les œufs, contenus dans le vitellogène, sont rangés autour d'un rachis médian, comme c'est le cas chez l'*Ascaris mystax*, par exemple. Dans le second type il rangeait les Nématodes dont les œufs sont superposés les uns aux autres et empilés comme des pièces de monnaie. Le *Strongylus auricularis*, l'*Ascaris nigrovenosa*, l'*Ascaris commutata* et l'*Oxyuris spirotheca* sont autant d'exemples de ce second type.

MM. Munck et Schneider ont rejeté avec beaucoup de raison la distinction des deux types proposée par M. Claparède, en montrant qu'elle est purement artificielle, attendu que chez les espèces du second type, absolument comme chez les Nématodes où l'on avait reconnu l'existence d'un rachis dans le vitellogène, les ovules se séparent progressivement de la masse commune, de sorte qu'à un moment donné on les trouve rangés autour d'un rachis, quelquefois autour de plusieurs rachis anastomosés (Munck). Seulement, chez eux les ovules sont complètement séparés les uns des autres au moment où

ils commencent à se charger d'éléments vitellins; ils pénètrent un à un dans le vitellogène, où ils s'aplatissent et s'empilent.

Je n'ai jamais réussi à voir la moindre trace d'un rachis chez les *Coronella* : je crois que chez eux le protoplasme se différencie en même temps sur tout le pourtour d'une vésicule germinative, comme cela a lieu chez beaucoup de Trématodes et de Crustacés, et peut-être en est-il de même chez les Trichocéphales, les Trichosomes et les Trichines. Si l'on vient à déchirer, au moyen d'aiguilles délicates, les parois du germigène des *Coronella*, on voit tous les œufs présenter une forme arrondie parfaitement régulière, et jamais je n'ai observé de traces de rachis; jamais non plus je n'ai vu un œuf pyriforme, ce qui devrait être, si les œufs, à un moment donné, étaient fixés à un rachis. D'un autre côté, j'ai fait un grand nombre de coupes de l'organe, après avoir fait durcir l'animal dans l'alcool fort ou dans l'acide chromique, et jamais je n'ai vu la moindre trace de rachis.

On conçoit, du reste, qu'un rachis puisse manquer dans certains cas : un rachis se produit quand la masse protoplasmique commune, au lieu de se fendiller autour des vésicules germinatives *sur tout leur pourtour à la fois*, se laisse diviser lentement par un sillon, qui apparaît d'abord à la surface de la masse commune, pour s'avancer ensuite *progressivement* tout autour d'elles.

Nous devons dire encore quelques mots du *Cucullanus elegans* dont l'ovaire est rempli, jusqu'à son extrémité aveugle, de germes qui, près de la vésicule séminale, sont plus grands et plus indépendants les uns des autres qu'à l'extrémité en cul-de-sac du tube sexuel. A l'extrémité aveugle du tube ovarien, les ovules sont séparés les uns des autres par des sillons peu profonds; mais au fur et à mesure qu'on examine des points du germigène plus éloignés de sa partie terminale, on voit que les sillons se sont avancés davantage vers l'axe central de l'ovaire. Il faut néanmoins beaucoup de précautions pour apercevoir le rachis, qui, à cause de la transparence du contenu de l'ovaire, échappe facilement à la vue. Comme M. Claparède l'a parfaitement reconnu, on trouve des ovules en voie de multiplication par division, dans toute l'étendue de l'ovaire jusque près de l'entrée de la vésicule séminale.

3° Où et comment se forment les éléments nutritifs du vitellus?

Chez les Trématodes, les Cestoides et les Turbellariés Rhabdocèles, il existe une ou plusieurs glandes spéciales, pour l'élaboration de ces éléments. Mais existe-t-il aussi chez les Nématodes un vitellogène distinct du germigène? Nelson et Bischoff ont cru que les éléments vitellins étaient sécrétés par les parois des glandes vitellogènes, et les agents de cette sécrétion étaient, d'après eux, ces cellules en forme de bandelettes ou de fibres allongées, qui tapissent chez les *Ascaris* et les *Filaria* les parois de la partie inférieure de l'ovaire.

Mais toutes les observations faites depuis cette époque s'accordent pour faire considérer comme une erreur d'interprétation l'opinion émise par Nelson et Bischoff, et l'on est d'accord aujourd'hui pour admettre que les éléments réfringents que l'on rencontre dans le vitellus de l'œuf de la plupart des Nématodes prennent naissance dans le protoplasme d'abord complètement transparent des jeunes œufs.

Mais les granules vitellins et les gouttelettes de graisse qu'on observe dans le vitellus se forment-ils directement dans le protoplasme des jeunes œufs, ou bien prennent-ils naissance dans le rachis médian, comme l'ont soutenu Meissner et Claparède? Nous ne croyons pas que l'opinion de Claparède soit fondée. D'abord, le savant naturaliste de Genève a reconnu lui-même ce fait, que j'ai plus d'une fois constaté, que dans les jeunes œufs les granules vitellins se trouvent également répartis dans toute la masse protoplasmique de l'œuf. C'est plus tard seulement qu'on trouve quelquefois le rachis plus chargé de ces éléments que les œufs qui sont insérés sur son pourtour. Aussi Claparède croit-il que c'est seulement quand les œufs ont atteint un certain degré de développement que la fonction se localise dans le rachis.

Mais est-il bien naturel d'admettre que primitivement tout le protoplasme jouit de la propriété d'élaborer des éléments vitellins, et que plus tard la substance protoplasmique du rachis conserve seule ce pouvoir? Chez beaucoup de Nématodes le rachis a déjà disparu au moment où l'œuf commence à se charger d'éléments réfringents. Il faudrait donc trouver pour eux une nouvelle explication.

Au reste, le fait que le rachis est quelquefois plus chargé de granules vitellins ne prouve pas qu'il soit le siège de la formation de ces éléments. Ce fait ne peut-il pas s'expliquer tout naturellement par la moindre densité du protoplasme du rachis et une densité de l'œuf décroissant de la périphérie vers le centre? Au surplus, le fait est loin d'être général, et chez beaucoup de Nématodes, tels que les Dacnites, le rachis n'est pas plus chargé d'éléments réfringents que le protoplasme des œufs. Tout nous porte donc à croire que la fonction de sécrétion des éléments nutritifs du vitellus n'est nullement localisée dans le rachis, mais, au contraire, que ces éléments sont élaborés dans toute la masse protoplasmique des germes.

Les éléments nutritifs du vitellus se forment donc chez les Nématodes tout autrement que chez les Trématodes et les Cestoïdes, où les granules vitellins et, en général, tous les matériaux destinés à servir à la nutrition de l'embryon sont élaborés dans des cellules distinctes, voire même dans des glandes particulières. Mais faut-il en conclure qu'il faille rejeter pour l'ovaire des Nématodes la division que plusieurs naturalistes y ont établie en germigène et en vitellogène?

La partie terminale de l'ovaire, celle qui sert exclusivement à la formation et à la multiplication des germes, est toujours claire et transparente chez tous les Nématodes. Le protoplasme des germes n'y renferme jamais de ces éléments réfringents qui, dans le cours du développement de l'embryon, se séparent du protoplasme des cellules embryonnaires, pour s'amasser autour de l'axe central de l'embryon et pour y former un dépôt de substances nutritives, qui sont absorbées peu à peu dans le cours du développement. La partie terminale du tube ovarien sert exclusivement à la formation et à la multiplication des germes.

C'est dans une région déterminée du tube sexuel que les germes élaborent les éléments nutritifs du vitellus; dans cette région ils agissent à la manière de cellules sécrétoires ordinaires, en puisant dans le liquide nourricier qui les baigne les éléments nécessaires pour la fabrication de ce produit spécial. C'est dans cette région déterminée que l'œuf se complète *par la formation des éléments nutritifs du vitellus*, qui, comme nous le montrerons, se constitue toujours essentiellement de deux principes : le protoplasme du germe et les

éléments destinés à nourrir l'embryon. Cette partie de l'ovaire peut être désignée sous le nom de vitellogène, au même titre que chez les Trématodes et les Cestoïdes, et puisqu'il s'y accomplit une fonction distincte, il est nécessaire de la distinguer de la partie terminale de l'ovaire qui sert exclusivement à la formation des germes.

Souvent la ligne de démarcation entre le germigène et le vitellogène est nette et tranchée; je citerai comme exemples le *Dacnites du congre*, le *Strongylus auricularis* et un grand nombre d'*Ascaris*, tels que l'*Ascaris acuminata*, *nigrovenosa*, etc. D'autres fois, comme chez les *Coronella*, il y a passage insensible de l'un organe à l'autre; mais les fonctions n'en sont pas moins localisées dans des portions différentes du tube ovarien, et, par conséquent, la division est encore parfaitement applicable dans ce cas.

Le genre *Cucullanus* se distingue de tous les autres Nématodes en ce que jamais, chez cet animal, l'œuf ne se charge d'éléments réfringents destinés à nourrir le futur embryon. J'ai toujours trouvé l'œuf du *Cucullanus* parfaitement incolore, limpide et transparent; il est formé, comme le germe de tous les autres Nématodes, d'une vésicule germinative pourvue d'un nucléole et d'un protoplasme très-finement granuleux; mais toujours il est dépourvu d'éléments réfringents. L'œuf est réduit, à ses parties essentielles, au germe. Le vitellogène manque chez cet animal, et l'ovaire se réduit au germigène. Et un fait que confirme complètement notre manière de voir, c'est que les œufs ici se multiplient dans toute l'étendue de l'ovaire, tandis que chez tous les autres Nématodes la formation et la multiplication des germes n'ont lieu que dans la partie terminale de l'ovaire, le germigène.

4° Existe-t-il une membrane autour de l'œuf avant la fécondation?

La question de l'existence d'une membrane autour de l'œuf avant la fécondation est intimement liée à la question de savoir si l'œuf présente ou non un micropyle. Si cette membrane existe, la fécondation n'est possible qu'à la condition qu'elle présente un orifice pour l'entrée des spermatozoïdes; et s'il est démontré que l'œuf est pourvu d'un micropyle, l'existence d'une membrane avant la fécondation ne peut guère être révoquée en doute.

Aussi beaucoup d'auteurs, tels que Nelson, Bisschoff, Thompson, Claparède, Munck et Leuckart, soutiennent-ils à la fois l'absence de membrane vitelline avant la fécondation et la non-existence d'un micropyle, tandis que Meissner a défendu l'opinion qu'il existe à la fois dans l'œuf un micropyle et une membrane vitelline, au moment où il pénètre dans la vésicule séminale.

Chez les Nématodes que j'ai étudiés, je n'ai jamais reconnu dans le vitellogène aucune trace de membrane vitelline. J'ai isolé des œufs du *Dacnites*, contenus dans la partie terminale du vitellogène, et, en faisant subir à ces œufs une pression de plus en plus forte, je les ai vus s'étendre également dans tous les sens, et d'autant plus que la pression exercée sur eux devenait plus forte. A un moment donné, le vitellus se désagrége; mais jamais la rupture d'une membrane ne laisse voir le contenu s'écouler par un point déterminé de la surface de l'œuf. Il en est tout autrement, si l'on fait cette expérience sur un œuf retiré de l'utérus; quand la pression a atteint un certain degré d'intensité, on voit la membrane se déchirer brusquement et le contenu de l'œuf s'écouler par la fente qui s'est produite.

J'ai parfaitement constaté chez les *Dacnites* l'exactitude des observations de Claparède et de Munck relativement à la manière dont les œufs se détachent du rachis; le pédicule qui les rattache au rachis devient de plus en plus grêle; à la fin, il se transforme en un filament d'une extrême ténuité, qui se brise et bientôt après se fond dans la masse même du vitellus de l'œuf, qui prend alors une forme arrondie parfaitement régulière. On voit ce phénomène s'accomplir absolument comme chez certains *Rhizopodes*, où des tentacules éphémères sont alternativement projetés et rétractés, de manière à se refondre de nouveau dans la masse protoplasmique commune. Ainsi encore, les prolongements que projettent les corpuscules blancs du sang et d'autres cellules amœboïdes disparaissent peu à peu; les œufs se conduisent donc absolument comme les cellules amœboïdes que l'on sait dépourvues de membrane.

Très-probablement les spermatozoïdes se conduisent vis-à-vis des œufs comme le font deux petites gouttelettes de substance visqueuse, que l'on place l'une à côté de l'autre. Il semble résulter des observations de M. Munck et de

M. Leuckart que les spermatozoïdes s'accroient d'abord à la surface des œufs et que la masse protoplasmique qui les constitue finit par se confondre avec celle de l'œuf. Cependant M. Leuckart a observé quelquefois des spermatozoïdes à l'intérieur de l'œuf; mais, ce qu'il y a d'essentiel à remarquer, c'est que les spermatozoïdes ne pénètrent pas par un point déterminé de la surface, mais qu'ils peuvent, grâce à l'absence de membrane vitelline, s'accroier à un point quelconque de la surface de l'œuf.

5° *Quelle est la nature des membranes de l'œuf et quel est leur mode de formation dans le cours du développement ?*

Après que la fécondation a eu lieu, on voit très-distinctement une zone mince, claire et transparente, complètement dépourvue de corpuscules vitellins, entourer l'œuf. Cette zone n'est qu'une partie du protoplasme de l'œuf, qui, par la densité plus grande qu'elle acquiert, se débarrasse des granulations vitellines. Acquéant une densité toujours croissante, elle se différencie de plus en plus de la masse sous-jacente. Bientôt elle s'en sépare par une ligne bien nette, et le moment n'est pas loin où la masse centrale subira un retrait plus ou moins considérable, d'où résultera la formation, entre la membrane et le vitellus, d'un espace qui se remplit rapidement d'un liquide hyalin venant de l'extérieur.

Cette membrane se forme donc aux dépens du protoplasme de l'œuf, comme la membrane cellulaire se développe aux dépens du corps de la cellule. Elle est la membrane cellulaire de la cellule-œuf, et c'est là véritablement ce qu'il faut entendre par membrane vitelline, suivant la définition si exacte qui en a été donnée par Claparède. Ce mode de formation de la première enveloppe de l'œuf, que nous avons observée chez les *Dacnites*, les *Coronella* et l'*Ascaris acuminata*, a déjà été décrit par Claparède et Munck. Cette membrane vitelline est incolore; elle a des contours extrêmement foncés et, à cause de sa densité, elle réfracte fortement la lumière.

La membrane vitelline se recouvre bientôt d'une seconde membrane, qui est évidemment un produit de sécrétion des cellules si caractéristiques de l'utérus. Cette seconde membrane, qui est l'analogue de celle qui, chez les

Trématodes et les Cestoïdes, se forme autour de l'œuf dans l'oviducte, est un chorion ou une coque. Elle présente chez les *Dacnites* une coloration d'un jaune foncé et ne porte aucune espèce d'appendices. Le chorion des œufs est souvent parfaitement lisse à la surface : c'est le cas, par exemple, pour la plupart des *Ascaris* et des *Filaria*. L'*Ascaris depressa* a la coque de l'œuf couverte de petites dépressions arrondies ; dans l'*Ascaris lumbricoïdes*, il est couvert de bosselures allongées, tandis que dans l'*Ascaris mystax*, au contraire, il est recouvert d'un réseau formé par de petites crêtes anastomosées.

Quelquefois le chorion présente aux pôles de l'œuf des épaissements considérables, qui affectent souvent des formes régulières et donnent à l'œuf un aspect tout particulier. Les Trichocéphales, par exemple, présentent généralement un épaissement de la coque aux deux pôles de l'œuf. L'*Hedruris androphora* présente, au contraire, des ornements remarquables aux deux extrémités d'un même diamètre de la petite section de l'œuf (pl. VI, fig. 24 et 25). Quelques-uns ont à un de leurs pôles deux ou trois filaments très-allongés, qui font ressembler ces œufs à ceux de certains Trématodes ; c'est le cas, par exemple, pour l'*Ascarophis morrhuae* (P.-J. Van Beneden) (pl. VI, fig. 26). L'œuf de l'*Oxyuris spirotheca* mérite encore une mention toute spéciale : M. Claparède a montré que chez ce Nématode le chorion est formé d'un fil enroulé en spirale.

Il existe certains Nématodes, le *Cucullanus elegans*, par exemple, dont l'œuf n'est jamais recouvert que d'une seule membrane. Quelle est la nature de cette membrane ? Sur cette question les avis sont très-partagés : MM. Kölliker, Claparède et Schneider la regardent comme une membrane vitelline, tandis que M. Leuckart la considère, au contraire, comme un vrai chorion. Je crois, comme MM. Kölliker, Claparède et Schneider, que cette membrane se forme aux dépens d'une partie du protoplasme de l'œuf et qu'elle doit, par conséquent, être considérée comme une vraie membrane vitelline.

Mais quelle est, dans ce cas, la fonction des grandes et belles cellules épithéliales de l'oviducte et de l'utérus, qui servent, chez les autres Nématodes, à la sécrétion de la coque et qui présentent chez les *Cucullanus* un si énorme développement.

J'ai déjà fait remarquer que le *Cucullanus* ne présente pas de vitellogène.

Au début du développement embryonnaire, l'œuf est extrêmement petit; il croît considérablement dans le cours de l'évolution de l'embryon, et il est complètement impossible que la substance que renferme ce petit œuf au début du développement puisse suffire pour former cet immense embryon. L'œuf doit donc recevoir, du dehors, des éléments nutritifs, et je crois que les grandes cellules épithéliales de l'utérus sont chargées de lui fournir ces éléments. Elles élaborent un produit que je crois en tous points comparable à l'albumine de l'œuf des oiseaux, sécrétée, comme on sait, par les glandes albuminipares de l'oviducte. Si la nature n'a pas donné à l'œuf du *Cucullanus* tout ce qui est nécessaire au complet développement de l'embryon, elle a cependant pourvu aux besoins de la reproduction, en fournissant à l'embryon l'équivalent de ce qu'elle refusait à l'œuf.

Je résume en quelques mots les résultats principaux de cette étude de l'appareil sexuel femelle des Nématodes, de la formation de l'œuf et de sa constitution :

1° *Constitution de l'appareil sexuel.*

L'appareil sexuel femelle des Nématodes se constitue généralement de deux tubes ou cœcums, dans chacun desquels il faut distinguer : un vagin, un utérus, un oviducte, enfin un ovaire, qui est la partie essentielle de l'appareil. L'ovaire se constitue généralement de deux parties distinctes par leurs fonctions : un germigène et un vitellogène. Mais chez la plupart des Nématodes, il y a passage insensible de l'une à l'autre de ces glandes, de telle manière qu'il serait impossible de déterminer exactement où finit l'une des glandes et où commence l'autre. Mais il n'en existe pas moins une division bien évidente du travail physiologique. Chez le *Cucullanus* il n'existe pas de vitellogène; l'œuf ne se charge pas d'éléments nutritifs; il n'est qu'une grande cellule germinative.

2° *Formation de l'œuf.*

a. La partie terminale du tube ovarien renferme une masse protoplasmique commune, tenant en suspension des noyaux cellulaires, qui sont les

jeunes vésicules germinatives. *Les cellules germinatives ou germes y sont distinctes par leurs noyaux, mais confondues par leur contenu.* C'est dans cette portion terminale du tube sexuel que s'opère la multiplication des germes; elle s'accomplit probablement par voie de division.

b. Le protoplasme commun se divise autour des vésicules germinatives, dans la partie inférieure du germigène. Tantôt cette division s'accomplit tout entière dans le germigène, et dans ce cas le rachis est très-peu apparent; d'autres fois, ce phénomène se produit avec une grande lenteur et s'achève dans le vitellogène. Le rachis n'est qu'un reste du protoplasme commun, qui disparaît peu à peu en passant dans les différents œufs insérés autour de lui.

c. Le corps protoplasmique des jeunes œufs, d'abord homogène et transparent, élabore, dans le vitellogène, des éléments nutritifs ou vitellins réfractant fortement la lumière, et qui finissent par enlever au germe sa transparence primitive.

d. Les œufs ne présentent pas de membrane avant la fécondation. Les spermatozoïdes, qui sont, comme les germes femelles à leur début, de simples petites masses protoplasmiques, déterminent la fécondation en se fondant dans la masse du vitellus, soit après s'être simplement accolés à leur surface, soit après avoir pénétré à leur intérieur.

e. Après la fécondation, les œufs s'entourent généralement de deux membranes, dont l'une, interne, est la zone externe condensée du protoplasme de l'œuf, une vraie *membrane vitelline*; l'autre, externe, est un produit de sécrétion des cellules de l'utérus, c'est-à-dire un *chorion*. M. Schneider a vu quelquefois, dans l'*Ascaris megalocephala*, par exemple, plusieurs membranes se former aux dépens du protoplasme de l'œuf.

3° Constitution de l'œuf.

Quand il a atteint tout son développement, l'œuf se constitue : 1° d'une vésicule germinative, renfermant un corpuscule de Wagner (tache germinative) qui lui-même présente souvent, comme je l'ai déjà fait observer chez les Trématodes et les Cestoïdes, une tache claire résultant probablement de la présence d'une petite cavité; 2° d'un vitellus, qui lui-même se constitue

de deux parties distinctes par leurs fonctions, leur origine et leur signification : un liquide protoplasmatique transparent, quoique finement granuleux, et des éléments réfringents, de petite dimension, qui sont des matières nutritives pour l'embryon futur. C'est cette partie seulement du vitellus qui prend naissance dans le vitellogène. Chez le *Cucullanus*, l'œuf se réduit au germe : les éléments nutritifs du vitellus manquent. 3° Le vitellus est entouré d'une ou de plusieurs membranes vitellines, ayant toutes le même mode de formation. 4° Un chorion, qui est un produit de sécrétion des cellules de l'utérus, s'applique sur la membrane vitelline. Tantôt il est uni à sa surface, tantôt il présente des bosselures, des éminences, ou bien encore, des crêtes formant par leur ensemble un véritable réseau. Quelquefois il n'existe autour de l'œuf qu'une seule membrane qui est alors *une membrane vitelline* et non un *chorion*.

III. — DÉVELOPPEMENT.

Depuis longtemps on s'est occupé du développement des Nématodes, et, dès 1837, M. von Siebold avait observé le phénomène du fractionnement total du vitellus chez un grand nombre d'*Ascaris*, chez les *Filaria attenuata* et *rigida*, chez plusieurs *Strongylus* et le *Cucullanus emydis lutariae*. C'était la première fois que ce phénomène si remarquable, observé d'abord chez les Batraciens par Prévost et Dumas, Rusconi et von Baër, était signalé chez des animaux invertébrés.

Depuis cette époque, bien des naturalistes se sont occupés du développement des Nématodes : qu'il nous suffise de citer MM. Bagge, Kölliker, Gabriel, Meissner, Van Beneden, Claparède, Leuckart, Schneider et Perez.

Il y a lieu de distinguer chez les Nématodes trois types de développement bien distincts ; ils diffèrent assez l'un de l'autre, pour qu'il soit nécessaire de les étudier séparément.

1^{er} TYPE. — La plupart des Nématodes présentent le fractionnement total du vitellus, qui se constitue de deux parties distinctes : le protoplasme du germe et les éléments nutritifs dont ce protoplasme se charge en traversant le vitellogène.

Bagge ¹ reprit en 1844 l'étude de ce phénomène chez le *Strongylus auricularis* et l'*Ascaris acuminata*, et fit de l'évolution de ces deux animaux le sujet de sa dissertation inaugurale. Le phénomène fut étudié, chez le *Filaroides mustelarum*, le *Proleptus gordioïdes*, le *Prosthecosaster inflexus*, par M. J.-P. Van Beneden ²; chez l'*Hedruris androphora*, par M. Claparède ³. M. Pagenstecher a observé les premiers phénomènes embryonnaires chez les Trichines; enfin M. Leuckart ⁴ a étudié le développement d'un grand nombre de Nématodes, en particulier des Oxyures, et il a donné sur les premiers changements qui se produisent dans l'œuf fécondé des renseignements d'une haute importance.

Je décrirai le phénomène de la segmentation, d'après les observations que j'ai faites chez l'*Ascaris rigida*, espèce très-commune dans l'intestin du *Lophius piscatorius*. J'ai vu la membrane vitelline se former, chez cette espèce comme chez plusieurs autres, aux dépens de la couche externe du protoplasme de l'œuf, dès que la fécondation s'est accomplie, et il est facile de la distinguer du chorion, qui n'est pas immédiatement appliqué sur elle. Dès que la membrane vitelline est formée, le vitellus subit une sorte de retrait, d'où résulte la formation, entre la membrane et la sphère vitelline, d'un espace plus ou moins considérable, qui se remplit d'un liquide parfaitement transparent. A ce moment les granules vitellins se sont amassés au centre de l'œuf, autour de la vésicule germinative, qui disparaît à la vue.

Bientôt on voit le vitellus s'éclaircir dans sa partie centrale, et, à la place qu'occupait la vésicule germinative, au moment où elle a disparu à nos yeux, apparaît un noyau transparent, qui présente tous les caractères de la vésicule germinative primitive et qui dès l'abord mesure exactement le diamètre de cette vésicule.

Ce noyau s'allonge et prend une forme de biscuit; bientôt on le voit se diviser en deux parties, et immédiatement après, la sphère vitelline se divise par un sillon circulaire qui s'avance progressivement vers le centre de l'œuf,

¹ *De evolutione Strongyli auricularis et Ascaridis acuminatæ*, DISSERTATIO INAUGURALIS AUCTORE H. BAGGE. Erlangen, 1841.

² P.-J. Van Beneden, *Mémoire sur les vers intestinaux*, pp. 267 et suivantes.

³ *Loco cit.*, pp. 84 et suivantes.

⁴ Leuckart, *Der menschlichen Parasiten*, 2^{de} Bd.

en deux portions un peu inégales, qui constituent les deux premiers globes ou sphères de segmentation. Je ne discuterai pas ici la question de savoir si la disparition de la vésicule germinative est une réalité ou une simple apparence; je ferai observer seulement que sa disparition a été signalée chez un grand nombre de Nématodes : tous les naturalistes qui ont étudié le phénomène de la segmentation chez des Nématodes, où le vitellus est rendu opaque par la présence de globules vitellins en suspension dans le protoplasme de la cellule-œuf, font mention de la disparition de la vésicule germinative. Schneider ¹ a mis en doute la réalité de cette disparition; mais il laisse indécise la question de savoir si le nouveau noyau, que l'on voit apparaître dans la sphère vitelline primitive, est une formation nouvelle, ou bien s'il est l'ancienne vésicule germinative, qui aurait été cachée pendant quelque temps. M. Pagenstecher a observé la persistance de la vésicule germinative et sa division chez les Trichines; et M. Leuckart ² a observé chez les Oxyures et les autres Nématodes, où le vitellus est peu chargé d'éléments vitellins, que *la vésicule germinative se divise directement et que ses deux moitiés deviennent les noyaux des deux globes vitellins*, qui résultent du premier fractionnement.

Si, chez ces Nématodes, où l'œuf se prête particulièrement, par le fait de sa transparence, à l'étude des premiers phénomènes embryonnaires, on voit la vésicule germinative se diviser, et ses portions devenir les noyaux des globes vitellins, il me semble très-rationnel d'admettre que chez les autres, où l'observation est moins facile, le même organe joue le même rôle et que la disparition de la vésicule est une simple apparence, résultant de ce que des modifications s'opèrent dans le vitellus peu de temps après la fécondation.

Les deux globes vitellins pourvus chacun d'un noyau, que nous avons vus se former chez l'*Ascaris rigida* aux dépens de la sphère primitive, se divisent à leur tour, et cette division commence par celle de leur noyau. Mais l'un des globes se divise généralement un peu avant l'autre, de sorte que l'on voit successivement trois et puis quatre sphères remplir la cavité de l'œuf.

Chacun de ces globes se divise de la même manière, et en même temps le volume de chacun d'eux diminue. Au bout d'un certain temps, on voit la

¹ Schneider, *Monographie der Nematoden*, p. 284.

² Leuckart, *Die menschlichen Parasiten*, II^{de} Bd., pp. 89 et 522.

sphère vitelline primitive transformée en une masse allongée, framboisée à sa surface. A mesure que le fractionnement progresse, les noyaux des segments se rapprochent de plus en plus de la périphérie de l'œuf, et en même temps leur partie centrale devient plus opaque. Si l'on éclaircit le vitellus en le traitant successivement par l'alcool fort et par la glycérine, on observe qu'à ce moment une partie des éléments nutritifs du vitellus s'est séparée des globes pour s'amasser au centre de l'œuf. Le fractionnement continue; les globes deviennent de plus en plus petits, la masse cellulaire se recourbe dans l'œuf et s'allonge progressivement; on commence à reconnaître la forme nématode de l'embryon. Bientôt les globes vitellins, devenus très-petits et complètement transparents, vont former la paroi cellulaire de l'embryon. Les cellules vitellines se sont débarrassées des éléments vitellins ou nutritifs dont l'œuf s'était chargé. Les éléments nutritifs, dont le protoplasme s'était chargé en traversant le vitellogène, se séparent donc des cellules protoplasmiques pendant le fractionnement, et s'accumulent au centre de l'œuf, tandis que les cellules éclaircies refoulées à la périphérie vont former les parois de l'embryon, c'est-à-dire le blastoderme.

Les premières cellules embryonnaires ne sont donc que des portions de la cellule-œuf : leur contenu est une partie du protoplasme primitif, leur noyau est très-probablement une portion de la vésicule germinative, et les globes vitellins se débarrassent peu à peu, pendant que le fractionnement s'accomplit, des éléments nutritifs dont ils étaient chargés.

2^{me} TYPE. — Dès 1843, M. Kölliker avait reconnu la nécessité de distinguer, chez les Nématodes, deux types de développement; les uns présentent, comme M. von Siebold l'avait observé le premier, le phénomène du fractionnement total; les autres, tels que l'*Ascaris dentata* et l'*Oxyuris ambigua*, ne montrent pas de trace d'une vraie segmentation. Après avoir exposé le mode de formation de l'œuf et sa constitution, qui est identique à celle de tous les autres Nématodes, M. Kölliker commence ainsi l'exposé des phénomènes embryonnaires qui s'accomplissent chez l'*Ascaris dentata*. Après la disparition de la vésicule germinative et de la tache de Wagner, il apparaît dans le vitellus une première cellule embryonnaire : *Über das Entstehen und*

das Wachsthum der erste Embryonalzelle, ajoute le célèbre histologiste, *habe ich nichts beobachtet, beschreibe sie daher nach ihrem späteren Verhalten*. Cette première cellule engendre à son intérieur, par voie endogène, deux cellules-filles, qui deviennent libres après la résorption de la membrane de la cellule-mère. Les deux premières cellules-filles se multiplient de la même manière; le phénomène de multiplication cellulaire par voie endogène continue, les jeunes cellules embryonnaires se nourrissent aux dépens du vitellus de l'œuf, qui diminue peu à peu et finit même par disparaître; à ce moment la masse cellulaire a donné naissance à l'embryon. M. Kölliker a reconnu que le prétendu vitellus se conduit ici absolument comme chez les Trématodes et les Cestoïdes : il ne prend aucune part au fractionnement des cellules embryonnaires et il sert exclusivement à leur nutrition; à mesure que la masse cellulaire augmente, le vitellus diminue et finit par disparaître entièrement.

Il n'est pas possible de révoquer en doute l'exactitude des observations de M. Kölliker; il est évident que, connaissant l'existence du fractionnement chez la plupart des Nématodes, il devait s'attendre, en étudiant l'*Ascaris dentata*, à voir la segmentation se produire chez cette espèce comme chez toutes les autres.

L'importance des caractères embryogéniques basée sur leur constance, dans les différents êtres appartenant à un même groupe naturel, n'est plus contestée aujourd'hui par aucun naturaliste. Mais peut-on admettre que, dans les limites d'un même genre, certaines espèces présentent le fractionnement total du vitellus, quand d'autres n'en présentent pas de trace? Nous avons démontré récemment, M. Émile Bessels et moi ¹, que, dans un même genre (genre *Gammarus*), le blastoderme se forme tantôt à la suite d'un fractionnement total du vitellus, d'autres fois sans fractionnement; et nous avons fait voir que le phénomène de la segmentation est tout à fait accessoire dans le développement.

M. Kölliker croit à la disparition de la vésicule germinative, suivie de la formation libre d'une cellule embryonnaire au sein de la masse vitelline, et à

¹ BULLETIN DE L'ACADÉMIE ROYALE DE BELGIQUE. (Résumé d'un mémoire sur la formation du blastoderme chez les Crustacés, par Éd. Van Beneden et Émile Bessels, t. XXV, 1^{re} partie, 1868.)

sa multiplication par voie endogène. Il place sous ce rapport les Nématodes à côté des Bothriocéphales et des Trématodes. Toutes les recherches que j'ai faites sur le développement de l'embryon dans les différents groupes où deux glandes distinctes concourent à la formation de l'œuf ont établi que toujours le développement commence par la multiplication par division du germe, qui est réellement la première cellule de l'embryon. S'il était permis de se baser sur le rapprochement que M. Kölliker a reconnu entre le développement de l'*Ascaris dentata* et celui des Bothriocéphales, on pourrait en conclure qu'ici aussi le développement commence par la multiplication par division de la cellule-œuf. Et comme il résulte des observations de M. Kölliker que le vitellus ne prend aucune part à la multiplication de la première cellule embryonnaire, je suis porté à croire qu'ici, comme chez certains crustacés, tels que les Caliges, les Oniscus et les Ligia, le premier phénomène embryonnaire consiste dans la séparation du protoplasme d'avec les éléments nutritifs du vitellus, et que c'est aux dépens de ce protoplasme déposé autour de la vésicule germinative, pour former avec elle la première cellule embryonnaire, que l'embryon commence son développement : cette première cellule se divise en deux cellules-filles, qui se multiplient à leur tour; le phénomène se continue; ces cellules se nourrissent aux dépens des éléments nutritifs du vitellus, et l'embryon naît de la masse cellulaire qui se forme de cette manière.

Je regrette beaucoup de n'avoir pu étudier par moi-même le développement de l'une de ces deux espèces, et de n'avoir pu baser sur l'observation directe l'interprétation que je crois pouvoir donner des observations de M. Kölliker; l'*Ascaris dentata* et l'*Oxyuris ambigua* n'ont plus été étudiés depuis que M. Kölliker s'en est occupé. L'*Ascaris dentata* habite le *Salmo thymallus*, qu'on ne trouve jamais dans ces régions; et je n'ai jamais réussi à me procurer l'*Oxyuris ambigua*, qui est bien certainement une espèce très-rare en Belgique, si tant est qu'elle y existe.

3^{me} TYPE. — *Cucullanus elegans*. L'œuf de cet animal se distingue de celui de tous les autres Nématodes, en ce que le protoplasme du germe ne se charge jamais d'éléments vitellins nutritifs : le vitellogène manque chez cette espèce.

Cet animal a beaucoup attiré l'attention des naturalistes. M. Kölliker a parfaitement reconnu qu'il existe beaucoup d'analogies entre le développement du *Cucullanus elegans* et celui de l'*Ascaris dentata* et que, chez le *Cucullanus* pas plus que chez l'*Ascaris*, il ne se produit un fractionnement proprement dit; il s'explique les faits en disant : « *La première cellule embryonnaire absorbe chez le Cucullanus tout le vitellus*, tandis que chez l'*Ascaris dentata* cette absorption se fait lentement, par les cellules résultant de la multiplication de la première cellule embryonnaire. »

En 1853, M. Gabriel¹ prit pour sujet de sa dissertation inaugurale l'évolution du *Cucullanus elegans*. M. Kölliker a trouvé chez le *Cucullanus* le vitellus parfaitement limpide, incolore et transparent; cette observation a été vérifiée plus tard par M. Claparède² et, quant à moi, je l'ai toujours trouvée d'une exacte vérité. M. Gabriel seul a contesté la justesse de ce fait avancé par M. Kölliker : il prétend que chez le *Cucullanus* le vitellus est formé de granules arrondis, qu'il est affecté d'une couleur brune, et qu'il faut même y distinguer un vitellus de nutrition et un vitellus de formation.

Je puis dire avec M. Claparède que « *je ne sais comment expliquer cette différence dans les résultats; j'ai toujours trouvé les données de M. Kölliker parfaitement exactes.* » J'ai toujours vu les œufs, sur le point d'être évacués, présenter tous les caractères des cellules germinatives, qui remplissent l'extrémité en cul-de-sac de l'ovaire; et c'est parce qu'il ne m'a pas été possible de trouver la moindre différence de composition entre les germes et les œufs, que j'ai émis l'opinion qu'il n'existe pas de vitellogène chez le *Cucullanus*. La vésicule germinative est uniquement entourée de protoplasme : l'œuf est réduit à ses parties essentielles, c'est-à-dire celles qui font partie intégrante de la cellule. M. Claparède critique l'opinion émise par M. Kölliker au sujet du développement du *Cucullanus*; il déclare « que, quant à lui, il n'a pu trouver aucune différence entre le mode d'organisation du vitellus chez le *Cucullanus elegans* et la segmentation de tout autre œuf. » Je crois que, pour élucider cette question, il suffit de s'entendre sur la signification qu'il faut accorder à ce mot *segmentation* ou, ce qui revient au même, *fractionnement du vitellus*.

¹ *De Cucullani elegantis evolutione*. DISSERT. INAUG. AUCTORE BENNO GABRIEL. Berolini, 1853.

² *Loc. cit.*, p. 41.

Chez tous les animaux le développement commence par la multiplication par division de la cellule-œuf. Chez un grand nombre d'entre eux, il n'y a pas cependant de segmentation du vitellus; la division de la cellule-œuf doit donc présenter certains caractères particuliers, pour qu'on puisse lui appliquer le nom de *fractionnement* ou de *segmentation*.

Le *vitellus* de l'œuf en général se constitue essentiellement de deux principes : d'un *protoplasme fondamental*, qui fait partie intégrante de la cellule-œuf, et d'*éléments nutritifs* qui, généralement, sont tenus en suspension dans le protoplasme. La segmentation consiste dans la multiplication par division d'un œuf, dont le vitellus se constitue de ces deux principes : pour qu'il y ait *fractionnement* ou *segmentation*, il faut que les éléments nutritifs du futur embryon restent en suspension dans le protoplasme de la cellule-œuf pendant qu'elle se divise. Il n'y a pas segmentation si la division de la cellule-œuf s'opère après que les éléments nutritifs se sont séparés d'elle. Les premiers phénomènes embryonnaires se réduisent, dans ce dernier cas, à une multiplication cellulaire pure et simple, et il est inutile d'appliquer à ce mode de multiplication un nom spécial. C'est là, à mon avis, la seule définition rationnelle que l'on puisse donner du fractionnement, de manière à justifier l'emploi d'un mot spécial pour désigner, dans certains cas, la multiplication par division de la cellule-œuf.

L'œuf du *Cucullanus* est formé d'un corps protoplasmatique et d'une vésicule germinative, pourvue d'un corpuscule de Wagner; mais le protoplasme de la cellule-œuf est dépourvu d'éléments nutritifs; elle est réduite à ses parties essentielles, qui sont les éléments constitutifs d'une cellule ordinaire.

A mon avis, l'œuf du *Cucullanus* ne présente donc pas de segmentation du vitellus.

Les premiers phénomènes embryonnaires consistent dans une simple multiplication par division de la cellule-œuf, et il n'y a pas plus de segmentation chez le *Cucullanus* que chez les Lernéens des genres *Anchorella* et *Clavella*, et que chez certains Isopodes comme les *Ligia*, les *Oniscus*, etc., où le premier phénomène embryonnaire consiste dans la séparation du protoplasme d'avec les éléments nutritifs de l'œuf. Les Trématodes et les Cestoïdes ne présentent pas non plus de fractionnement du vitellus.

D'un autre côté, on n'observe guère, dans la disposition des premières cellules embryonnaires du *Cucullanus*, cette régularité si remarquable, qui se manifeste dans la disposition des globes vitellins, quand un vrai fractionnement se produit; et ce fait, que le volume de l'œuf croît considérablement dans le cours du développement embryonnaire, vient singulièrement à l'appui de l'interprétation que je propose. Il est très-probable qu'un liquide arrivant de l'extérieur vient nourrir l'embryon et remplacer ainsi fonctionnellement les éléments nutritifs, qui, chez les autres animaux, sont déposés dans le protoplasme de l'œuf.

En résumé donc, les premiers phénomènes embryonnaires chez tous les Nématodes consistent dans la multiplication par division de la cellule-œuf. Quoique la vésicule germinative semble disparaître chez la plupart de ces vers, et que je n'aie pu constater, même chez les *Cucullanus*, la persistance de cette vésicule, je suis persuadé de ce fait, que la division de la cellule-œuf commence par celle de son noyau (vésicule germinative).

Chez la plupart des Nématodes, les éléments nutritifs, dont le protoplasme de l'œuf s'est chargé dans le vitellogène, restent en suspension dans le protoplasme de la cellule-œuf pendant qu'elle se divise, et, dans ce cas, il y a segmentation. Il peut se faire aussi que ces éléments nutritifs ne prennent point part à la division de la cellule-œuf, soit qu'ils restent en dehors d'elle, ce qui a lieu dans l'*Ascaris dentata* et l'*Oxyuris ambigua*, soit qu'ils fassent défaut comme dans le *Cucullanus elegans*.

CRUSTACÉS.

I. — ROTATEURS.

Les petits animaux microscopiques dont se compose l'ordre des Rotateurs ou Rotifères ont été longtemps classés parmi les infusoires; au premier abord ils s'en approchent en effet beaucoup par leur petitesse et par ce fait, qu'ils se meuvent comme eux au moyen de cils vibratiles. Mais une étude sérieuse

de leur organisation a fait voir qu'ils sont loin d'avoir la simplicité de constitution des infusoires, et la complication des divers appareils, tant de la vie végétative que de la vie animale, les rapproche des groupes bien plus élevés de l'échelle animale. Certains naturalistes les ont rangés parmi les vers; mais aujourd'hui ils sont considérés comme des articulés inférieurs par la plupart de ceux qui ont fait de ces êtres une étude approfondie.

M. Ehrenberg, à qui la science est redevable d'une série de travaux remarquables sur les Rotateurs, les crut hermaphrodites; M. Brightwell¹ le premier, et après lui, MM. Dalrymple², Leydig³, Gosse⁴ et d'autres naturalistes ont fait voir que les organes que M. Ehrenberg avait considérés comme testicules ne font pas partie de l'appareil reproducteur, et que les Rotifères sont dioïques. Cependant, d'après M. Leydig, les colonies de Lacinulaires, composées en grande partie de femelles, présenteraient quelques individus capables de donner naissance à des spermatozoïdes, tout en possédant un ovaire rudimentaire; ce serait là évidemment des Rotifères hermaphrodites⁵.

I. — CONSTITUTION DE L'APPAREIL FEMELLE ET FORMATION DE L'ŒUF.

Les divers naturalistes dont nous venons de citer les noms et les travaux se sont occupés de la constitution de l'appareil femelle et de la formation de l'œuf chez les Rotateurs. M. Ehrenberg⁶ a fait de cette question une étude sérieuse; mais c'est surtout M. Leydig, dans son magnifique travail « *Ueber den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere* », qui a fait connaître d'une manière complète, et dans un grand nombre de genres et d'es-

¹ Brightwell, *Some account of a Dioecious Rotifer, allied to the genus Notommata of Ehrenberg*. ANNALS OF NAT. HIST., 2^d series, 1848, t. II, p. 155, pl. VI, fig. 2.

² Dalrymple, *Description of an Infusory animalcule allied to the genus Notommata*. PHIL. TRANS., 1849, p. 551.

³ Leydig, *Ueber den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., 1855, t. VI.

⁴ Gosse, *Description of Asplanchna priodonta, an animal of the class Rotifera*. ANN. OF NAT. HIST., 2^d series, 1850, t. VI.

⁵ Leydig, *Zur anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lacinularia socialis*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., 1854, t. III, p. 471.

⁶ Ehrenberg, *Infusions-Thiere*.

pèces, le mode de formation des produits sexuels. M. Cohn, dans un mémoire plus récent sur le *Conochilus volvox*, a pleinement confirmé les observations de l'illustre histologiste de Tübingen.

1° Formation des germes.

L'ovaire, de forme assez variable, généralement arrondi et lobulé à sa surface, se trouve placé immédiatement en dessous du tube digestif; il se continue par un oviducte qui s'ouvre dans le cloaque.

Il se constitue d'une membrane anhiste qui n'est jamais tapissée par un épithélium proprement dit, et renferme un liquide visqueux plus ou moins transparent, quoique finement granuleux, tenant en suspension des noyaux à nucléole. Les noyaux apparaissent, non comme des vésicules, mais comme de petites masses formées d'un liquide parfaitement incolore et transparent, tenant en suspension un nucléole, quelquefois très-volumineux; celui-ci réfracte fortement la lumière et sa forme est assez variable. Ce corpuscule unique est remplacé, chez le *Notommata Sieboldii*, par un certain nombre de petits corpuscules distincts. Les dimensions énormes du nucléole font que quelquefois le noyau apparaît plutôt comme une zone transparente, entourant un grand corpuscule réfringent, que comme un noyau de cellule. Le noyau clair et transparent n'en représente pas moins la vésicule germinatrice, le nucléole, la tache de Wagner.

Il est clair que ce liquide fondamental granuleux représente le protoplasme commun qui, chez les Trématodes, les Cestoïdes, les Nématodes et les Turbellariés, est primitivement répandu entre les vésicules germinatives. Et ce protoplasme doit être considéré, ainsi que je l'ai déjà fait remarquer, comme faisant partie des cellules qui vont devenir les jeunes œufs. *Seulement, ces cellules distinctes par leur noyau sont primitivement confondues par leur contenu en une masse commune.*

Ce protoplasme commun se divise autour des vésicules germinatives qui ont atteint un volume déterminé, de façon à former autour de chaque noyau une couche protoplasmique distincte; les germes s'individualisent et ce phénomène semble résulter d'une condensation de la substance protoplasmique.

2° *Formation du vitellus.*

Aussitôt que les germes sont ainsi délimités, on voit leur corps protoplasmique, jusqu'ici transparent, se charger de corpuscules très-réfringents et de petites gouttelettes de graisse, qui doivent servir comme éléments nutritifs à l'embryon futur. Dès 1851, M. Leydig avait fait cette observation, que l'œuf se charge d'éléments vitellins dans une partie de l'ovaire distincte de celle où se développent les germes; cette partie est toujours claire, tandis que celle où les œufs se chargent de vitellus est opaque. Il avait proposé de distinguer dans l'ovaire un germigène et un vitellogène. Cette division de l'ovaire en deux parties est surtout manifeste dans quelques genres, tels que les *Brachionus*, *Noteus*, *Euchlanus*; elle tend plus ou moins à disparaître chez les autres.

J'adopte complètement sur ce point les vues de M. Leydig, et je crois que chez les Rotateurs aussi bien que chez les Nématodes, il faut distinguer dans l'ovaire deux parties distinctes : 1° un germigène, où se forment et où se multiplient les germes, composés d'un contenu ou plutôt d'un corps protoplasmique, d'un noyau transparent (la vésicule germinative) et d'un nucléole réfringent (le corpuscule de Wagner); 2° un vitellogène, dans lequel le corps protoplasmique des germes se charge d'éléments nutritifs qui, avec le protoplasme, forment le vitellus. Chez les Rotateurs, aussi bien que chez les Nématodes et beaucoup de Turbellariés, les éléments nutritifs du vitellus se forment à l'intérieur même de la cellule-œuf, qui fonctionne comme cellule sécrétoire.

Mais ces cellules ne jouent ce rôle que dans une région déterminée de l'appareil sexuel; c'est dans cette région seulement que se forme le vitellus, et, par conséquent, cette partie de l'ovaire mérite parfaitement le nom de vitellogène. Ces éléments vitellins, plus ou moins volumineux, sont tantôt incolores, comme chez les *Notommata*, tantôt formés en grande partie de petites gouttelettes réfractant fortement la lumière et d'une belle coloration rouge, comme chez les *Anuræa*. Les œufs sont dépourvus de membranes tant qu'ils n'ont pas atteint leur volume définitif; peut-être même la membrane vitelline ne se forme-t-elle qu'après la fécondation.

M. Gegenbauer dit, en parlant de l'existence d'une double glande dans l'ovaire des Rotateurs : *Die ganze Erscheinung darf somit dahin formulirt werden, dass an einzelnen Stellen des Ovariums, zwischen dem Kerne (Keimbläschen) und der Zellmembran (Dotterhaut) noch gar keine Dotterkörnchenmasse sich gebildet hat, welche Eikeime die jüngsten Zustände vorstellen; an anderen Stellen dagegen, ist zwischen der Zellmembran und dem Kerne mehr oder minder reichliche Körnchenmasse aufgetreten, wodurch unter beträchtlicher Vergrösserung des ganzen Eigebildes die Dottermasse dargestellt wird* ¹.

Le mode de formation de l'œuf, tel que M. Leydig l'a exposé, diffère essentiellement de celui que M. Gegenbauer s'est figuré; M. Leydig s'est assuré de l'absence d'une membrane vitelline, jusqu'au moment où l'œuf a atteint son volume définitif, et le liquide incolore transparent et finement granuleux, qui sépare les jeunes vésicules germinatives, a échappé au célèbre naturaliste d'Iéna. Ce liquide a néanmoins une importance capitale; il représente le corps des jeunes cellules non encore complètement individualisées, et de là résulte que la vésicule germinative n'est nullement, comme on le pensait, la première partie formée de l'œuf.

3° Formation des membranes.

Quant aux membranes qui se forment plus tard autour de l'œuf, il faut distinguer deux catégories d'œufs; Ehrenberg, Huxley ², Leydig, Gosse, Cohn ³ et d'autres naturalistes ont fait voir que la plupart des Rotateurs donnent naissance à deux sortes d'œufs : les œufs d'été, ou à mince membrane, et les œufs d'hiver, ou à membrane épaisse. Dans les œufs d'été, le développement embryonnaire s'accomplit généralement à l'intérieur du corps de la mère et une coque ou membrane de protection devient dès lors complètement inutile; aussi, sont-ils entourés d'une enveloppe unique, qui est une véritable membrane vitelline, dans le vrai sens qu'il faut accorder à ce mot. L'embryon se développe dans une sorte de matrice, et l'animal est vivipare : comme exemple

¹ Gegenbauer, *Grundzüge der vergleichenden Anatomie*. Leipzig, 1859, p. 270 en note.

² Huxley, *Lacinularia socialis, a contribution to the anatomy and physiology of Rotifera*. TRANS. OF THE MICROSCOP. SOC., 1852, t. I, pp. 15 et suivantes.

³ Cohn, *Ueber die Fortpflanzung der Räderthiere*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., Bd. 7.

de Rotifères vivipares, nous pouvons citer les *Notommata* et les *Rotifera*.

Les œufs d'hiver ou à enveloppe épaisse, au contraire, sont pondus et la mère les attache à des plantes aquatiques ou les entraîne avec elle, après les avoir accolés à sa surface. Ces œufs se distinguent surtout des premiers, en ce qu'ils sont recouverts d'une coque épaisse, destinée à les préserver pendant la saison froide. Cette coque, produite par sécrétion, représente le chorion; le plus souvent elle est lisse, mais quelquefois aussi elle est couverte d'éminences, comme dans le *Notommata Sieboldii*, ou terminée par des facettes comme c'est le cas dans l'*Anuraea serrulata*. Cette coque existe en même temps que la membrane vitelline, qui est immédiatement appliquée sur le vitellus; quelquefois il existe entre la membrane vitelline et la coque un espace rempli d'un liquide transparent.

Mais d'après Huxley ¹ et Burnett ², les œufs d'hiver ne seraient pas des œufs véritables; Huxley les appelle *Pseudova* ou *Ephippial ova*, et les assimile aux œufs d'hiver si connus des *Daphnia*. Et tandis que Leydig ne trouvait entre ces œufs et les œufs d'été de différence autre que celle qui résulte de ce que les œufs d'hiver présentent deux membranes, Huxley soutenait qu'ils s'en éloignent par la nature cellulaire de leur contenu et par leur développement.

Mais, dans un travail récent, M. Cohn ³ a fait voir que le mode de formation des œufs d'hiver chez le *Conochilus volvox*, Ehr., est tout à fait identique à celui des œufs d'été; seulement, l'œuf d'hiver grossit davantage; son vitellus se colore en jaune, puis en brun; et quand l'œuf a atteint à peu près son volume définitif, on voit son contenu se diviser en deux couches: une externe, foncée, formée en grande partie de gouttelettes de graisse; une interne, pâle et incolore. Quant à la signification du phénomène de cette division du contenu de l'œuf, elle n'est pas douteuse pour nous: les éléments nutritifs se séparent de l'élément protoplasmique qui se condense autour de la vésicule germinative, et la preuve en est qu'on n'a pas observé le phénomène du fractionnement dans ces œufs; cela se conçoit parfaitement: le protoplasme formant avec la vésicule germinative la cellule-œuf tout entière, se

¹ Huxley, *loc. cit.*

² Burnett, *Silliman's Amer. Journ.*, 1854, p. 78.

³ Cohn, *Bemerkungen über Räderthiere*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL. Bd. II.

divise sans que les éléments nutritifs, complètement séparés du protoplasme, prennent part à cette division, et le phénomène de la multiplication de la cellule-œuf ne se manifeste pas à la surface du vitellus.

Mais il est clair que le mode de formation des œufs d'hiver, tout à fait semblable à celui des œufs d'été, démontre que les œufs d'hiver sont des œufs véritables et non des pseudova, comme l'ont cru Burnett et Huxley ¹.

4° Développement.

Au point de vue du développement de l'embryon, au contraire, il faut faire une distinction entre les œufs d'hiver et les œufs d'été.

Kölliker ² a observé le premier le fractionnement du vitellus dans des œufs de Rotateurs chez le *Megalotrocha alboflavicans*, et peu de temps après, Leydig observa ce phénomène chez le *Notommata* et l'*Euchlanis* ³. Plus tard, il le constata chez les *Lacinularia* ⁴, et il reconnut que chez ces derniers ce phénomène se produit avec des caractères tout particuliers. Plus tard, il confirma ses premières observations; il remarqua que la vésicule germinative, au lieu de disparaître, se divise, et que ses portions deviennent les noyaux des globes vitellins. Ces globes vitellins, véritables cellules, donnent naissance à l'embryon ⁵. Après le savant naturaliste de Tübingen, plusieurs naturalistes, et Cohn en particulier, ont observé le fractionnement du vitellus dans les œufs d'été de divers Rotateurs.

Quant aux œufs d'hiver, ils paraissent ne pas présenter de segmentation proprement dite. Leydig a remarqué ⁶, dans l'œuf d'hiver de plusieurs Rotifères, qu'aussitôt qu'une membrane est venue se former autour du vitellus, on voit apparaître dans sa couche périphérique une série de noyaux pâles

¹ Dans son récent travail « *Naturgeschichte der Daphniden* » M. Leydig considère la reproduction par œufs d'été, chez les Rotateurs aussi bien que chez les Daphnides, comme une reproduction par bourgeons (*Knospenbildung*).

² *Froriep's neue Notizen*, 1845, Bd. 28.

³ *Isis*, 1848, p. 470.

⁴ Fr. Leydig, *Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Lacinularia socialis*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., Bd. III; p. 472.

⁵ Idem, *Ueber den Bau und die systematische Stellung der Räderthiere*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL. Bd. VI, p. 102.

⁶ Idem, *Loco cit.*, p. 102.

présentant beaucoup d'analogie avec les noyaux des globes vitellins qui se forment dans les œufs d'été. Il n'est pas douteux que ces noyaux ne résultent de la division de la vésicule germinative. Seulement, le protoplasme, au lieu de se diviser à la suite de son noyau, reste indivis, de sorte qu'au bout de quelque temps, l'œuf renferme un certain nombre de cellules embryonnaires, distinctes par leur noyau, mais confondues par leur contenu. Le protoplasme se divise ultérieurement autour des différents noyaux. Le même mode de formation du blastoderme a été observé chez beaucoup d'insectes.

M. Cohn n'a pu constater s'il y avait ou non fractionnement dans l'œuf du *Conochilus*. La séparation qui s'opère dans les œufs d'hiver de cet animal, entre l'élément protoplasmique qui s'accumule au centre de l'œuf, et les éléments vitellins qui se portent à la périphérie, explique très-bien comment il se fait qu'il n'y a pas, dans ces œufs, de véritable fractionnement, celui-ci ne se produisant que quand les deux éléments constitutifs du vitellus restent réunis pendant la multiplication de la cellule-œuf.

Formation de l'œuf. — Il résulte donc des observations des différents naturalistes qui se sont occupés des Rotateurs :

1° Que les Rotateurs présentent souvent un germigène et un vitellogène, et dans ce cas, les germes et les éléments nutritifs du vitellus se forment dans des régions différentes de l'ovaire.

2° Les germes se forment aux dépens d'un protoplasma commun, tenant en suspension des noyaux à nucléole, qui sont autant de jeunes vésicules germinatives, pourvues chacune d'un corpuscule de Wagner.

3° C'est seulement après que le protoplasme s'est divisé autour d'une vésicule germinative pour former avec elle une cellule distincte, que ce protoplasme commence à se charger d'éléments vitellins nutritifs.

4° La quantité de matière nutritive est plus ou moins considérable, suivant qu'il s'agit d'un œuf d'hiver ou d'un œuf d'été; les caractères de la matière vitelline diffèrent assez notablement dans ces deux sortes d'œufs.

Constitution de l'œuf. — L'œuf se constitue :

1° D'une vésicule germinative pourvue d'un corpuscule de Wagner souvent très-volumineux.

2° D'un vitellus composé de deux parties : un liquide protoplasmique et des éléments vitellins nutritifs tenus en suspension dans le protoplasme. Dans l'œuf d'hiver du *Conochilus volvox*, les deux éléments constitutifs du vitellus se séparent avant le développement.

3° D'une membrane vitelline uniquement, s'il s'agit d'un œuf d'été; d'une membrane vitelline et d'un chorion, s'il s'agit d'un œuf d'hiver.

Développement. — Les œufs d'été présentent le fractionnement total du vitellus, phénomène qui, d'après M. Leydig, commence par la division de la vésicule germinative (*Lacinularia socialis*). Les derniers globes vitellins donnent naissance aux premières cellules embryonnaires, et le noyau de ces cellules semble dériver de la vésicule germinative.

Le développement des œufs d'hiver paraît s'accomplir sans fractionnement du vitellus : la vésicule germinative se divise en un certain nombre de portions qui se portent à la périphérie de l'œuf; la masse protoplasmique de la cellule-œuf finit par se diviser autour de chacune d'elles pour former autant de cellules embryonnaires, qui se nourrissent aux dépens des éléments nutritifs du vitellus, amassés au centre de l'œuf.

II. — COPEPODES PARASITES.

De tous les crustacés, les Lernéens sont ceux dont l'organisation est la moins bien connue : vivant en parasites, ces animaux ont longtemps passé inaperçus, et quand on a commencé à s'en occuper sérieusement, on les a étudiés au point de vue zoologique. Il fallait que les formes fussent connues et qu'on les eût classées dans un cadre zoologique, avant qu'on pût s'occuper de l'étude de leur organisation.

Grâce aux beaux travaux de Nordmann¹, Burmeister², Kroyer³, Goodsir⁴,

¹ Nordmann, *Mikrog. Beiträge*. Berlin, 1852. — *Neue Beiträge zur Kenntniss Parasitischer Copepoden*. Moskau, 1863.

² Burmeister, *Beschreibung einiger neuen oder wenig bekannten Schmarotzerkrebse*. Nov. ACT. ACAD. LEOP. CAROL. NAT. CUR., vol. XVII, 1855.

³ Kroyer, *NATUR. TIDSKRIFT*. Bd. I, 1837; Bd. II, 1838; Isis, 1840 et 1841.

⁴ Goodsir, *Sur le développement des œufs du Caligus et sur les métamorphoses que ce crustacé éprouve*. ANN. SC. NAT., 2^e série, 1842.

P.-J. Van Beneden ¹, Thorell ², Hensen ³, Steenstrup et Lutken ⁴, et d'autres encore, le groupe des Lernéens, qui, il y a quelques années, comprenait à peine quelques espèces, s'est enrichi d'un grand nombre de formes nouvelles, et aujourd'hui la division des Copépodes parasites est certainement une des plus riches de tout l'embranchement des articulés.

Mais si la morphologie générale des Lernéens est aujourd'hui assez bien connue, on ne peut en dire autant de leur anatomie et de leur embryogénie; très-peu de naturalistes s'en sont occupés; les seuls que l'on puisse citer sont : Rathke, Van Beneden, Leydig et surtout Claus, à qui nous sommes redevables de travaux anatomiques d'une haute valeur scientifique sur ce groupe si intéressant.

Dans son beau travail sur l'anatomie et le développement de l'*Achteres percarum*, M. Claus a décrit l'appareil sexuel de ce Lernéen à différents états de développement, et il a traité en même temps la question du mode de formation de l'œuf.

Chez les tout jeunes individus, l'appareil sexuel est formé de deux parties similaires, consistant chacune en un germigène pyriforme, qui se continue par un conduit excréteur. Celui-ci décrit, dans le voisinage de la glande, quelques circonvolutions et se porte ensuite, en ligne droite, vers l'extrémité postérieure du corps. La partie terminale de l'ovaire renferme de jeunes noyaux, tandis que la partie voisine de l'entrée du conduit excréteur est gorgée de germes entièrement formés. Chez la femelle adulte, on trouve, dans le conduit excréteur, des œufs plus ou moins chargés de gouttelettes de graisse, et par là complètement opaques. Ces œufs, en se développant, ont soulevé les parois du canal excréteur, de façon à former un grand nombre de cœcums, qui s'ouvrent dans le canal excréteur et dans chacun desquels se développent un ou plusieurs œufs.

¹ P.-J. Van Beneden, *Recherches sur quelques crustacés inférieurs*. ANN. SC. NAT., 5^e série, t. XV. — *Recherches sur la faune littorale de Belgique*. Crustacés, 1860.

² Thorell, *Bidrag till Kännedomen om Krustaceer*. Copenhague, 1859.

³ Hensen, *Reise der Oesterrheichischen Fregatte Novara*. ZOOLOGISCHE THEIL. II Bd. Crustaceen. Wien., 1865.

⁴ Steenstrup et Lutken, *Bidrag till Kundskab om det aabne Havs Snyltekrebs og Lernæer*. Copenhague, 1861.

A cette phase du développement de l'appareil sexuel, le germigène devient très-difficile à découvrir. Il est encore rempli de germes, à différents états de développement, et le contenu de la glande fournit un grand nombre de cordons ramifiés, qui s'engagent dans la cavité du conduit excréteur et qui sont formés d'une série de germes accolés les uns aux autres. Ces cordons, M. Claus les considère comme des bourgeons qui ne peuvent se développer dans la cavité du corps de l'animal, mais qui poussent dans la cavité de l'oviducte.

Mais la constitution de l'appareil sexuel femelle est loin d'être uniforme dans le groupe des Lernéens, et il y a lieu de distinguer chez ces animaux deux types différents, dont le premier est réalisé chez les *Chondracanthes*.

Le *Chondracanthus cornutus* de *Platessa vulgaris* et le *Chondracanthus soleæ* de *Solea vulgaris* se prêtent mieux que les autres espèces du même genre à ces recherches délicates. Ce sont surtout ces deux espèces qui ont servi d'objet à nos recherches.

Dans les tout jeunes *Chondracanthes*, l'appareil sexuel consiste en un tube renflé à son extrémité, en une ampoule de forme assez irrégulière (pl. VII, fig. 1), et en quelques cœcums qui s'ouvrent latéralement dans le tube médian (pl. VII, fig. 2).

Les parois du tube sont formées par une simple membrane anhiste dépourvue d'une couche de cellules épithéliales. L'ampoule terminale, qui donne naissance aux germes, renferme, dans sa partie supérieure, des noyaux cellulaires à nucléole réfringent, séparés les uns des autres par un liquide visqueux, transparent et finement granuleux : c'est le protoplasme commun à noyaux, que nous avons rencontré dans les différents groupes dont nous nous sommes occupé; c'est aux dépens de ce protoplasme que se forment les germes des œufs. Ces germes se présentent dans la partie inférieure de l'ampoule terminale, comme aussi dans les cœcums latéraux de l'ovaire, sous forme de belles cellules, complètement isolées les unes des autres, et on y distingue nettement un corps protoplasmique autour d'un noyau clair qui est la vésicule germinative.

Si l'on examine l'ovaire d'un *Chondracanthe* complètement adulte, on trouve qu'il ne se distingue de celui du jeune animal, tel que je viens de le

décrire, qu'en ce que les cœcums latéraux ont pris un grand développement; souvent cet accroissement est tel, que les cœcums soulèvent les parois du corps, en formant à sa surface des bosselures plus ou moins développées.

Chacun de ces cœcums renferme alors, à côté des germes qui se présentent toujours sous forme de cellules protoplasmiques parfaitement transparentes, des œufs très-développés, dans le protoplasme desquels il s'est formé un grand nombre de granules vitellins et de gouttelettes graisseuses. Ces œufs sont plus ou moins opaques; quand ils sont complètement développés, il est très-difficile d'y retrouver encore la vésicule germinative; mais ce qu'il y a d'essentiel à remarquer, c'est que ces œufs sont tout à fait indépendants les uns des autres et qu'ils ne sont aucunement accolés aux germes qui se trouvent à côté d'eux dans les mêmes cœcums et qui, eux aussi, sont entièrement isolés (pl. VII, fig. 3). La structure de l'ampoule terminale, qui représente le germigène, est restée la même, et jamais on n'y rencontre de germes ayant le protoplasme chargé d'éléments réfringents. C'est dans les cœcums latéraux de l'ovaire que les germes élaborent les éléments nutritifs du vitellus; aussi, je considère cette partie de l'appareil sexuel, non pas comme oviducte, mais comme représentant le vitellogène des Nématodes et des Rotateurs.

Les germes des œufs présentent des mouvements amœboïdes, que nulle part je n'ai vus aussi distinctement. J'ai vu une même cellule prendre successivement, dans l'espace de quinze minutes, toutes les formes que j'ai figurées (pl. VII, fig. 4, *a, b, c, d, e, f, g, h*); une autre se modifier successivement, comme je l'ai figurée (pl. VII, fig. 5, *a, b, c, d, e, f, g*). C'est un des plus beaux phénomènes auxquels on puisse assister que de voir ces premiers rudiments de l'œuf manifester déjà si clairement à la vue la vie qui les anime.

Mais ces phénomènes de vitalité ne se bornent pas à des transformations de forme; j'ai vu, sous le microscope, de jeunes cellules se mouler, pour ainsi dire, sur les particules solides en suspension dans le liquide qui les baignait, les entourer de leur substance et les faire ainsi pénétrer dans leur masse. Pour être plus certain du phénomène que j'avais vu plusieurs fois déjà se produire sous mes yeux, j'ai placé dans la solution d'albumine, où se trouvaient ces cellules, des granulations de carmin, et j'ai vu celles-ci pénétrer

dans la substance de ces cellules, après s'être d'abord accolées à leur surface.

Il ressort clairement de ce double fait, des mouvements amœboïdes de ces cellules et de la propriété qu'elles possèdent d'absorber des granules solides en suspension dans le liquide qui les baigne, qu'il n'existe pas autour d'elles de membrane cellulaire. Il est, du reste, impossible de distinguer une membrane à double contour autour des œufs retirés de l'ovaire.

Je n'ai jamais pu reconnaître de membrane autour des œufs contenus dans l'ovaire; jamais non plus, je n'ai vu la membrane, qui entoure immédiatement les œufs contenus dans les ovisacs, se former aux dépens du protoplasme de l'œuf; elle se forme rapidement autour des œufs au moment où ils traversent l'oviducte pour passer dans l'ovisac. Je crois que cette membrane doit être considérée comme un chorion, tandis que la seconde membrane, qui entoure lâchement les œufs, est une dépendance des ovisacs. Ceux-ci se forment aux dépens du produit de sécrétion de deux glandes qui s'ouvrent à la partie inférieure de l'oviducte, et que les naturalistes allemands désignent sous le nom de *Kittdrüsen*.

2^{me} TYPE. — Dans la plupart des Copépodes parasites, tels que les *Caligus*, les *Clavella*, les *Congericola*, les *Lernanthropus*, et en général tous ceux dont les ovisacs ne renferment qu'une seule rangée d'œufs, superposés les uns aux autres comme les pièces d'une pile de monnaies, l'appareil sexuel est constitué d'une autre manière. Le germigène consiste en un organe ovoïde ou pyriforme situé, soit dans la région céphalique ¹ (*Caligus*), soit vers la limite entre les somites à appendices et ceux qui en sont privés (*Congericola*, *Lernanthropus*). Il est formé d'une membrane anhiste qui se continue avec la paroi d'un germiducte; celui-ci s'insère à l'extrémité antérieure du germigène; il présente une longueur variable et son diamètre est toujours très-peu considérable. Le germiducte s'élargit brusquement en un tube beaucoup plus large dans lequel les œufs, aplatis et superposés les uns aux autres pour former une véritable pile, se chargent d'éléments nutritifs. Cette partie de l'appareil sexuel représente véritablement le vitellogène : c'est à son intérieur que se

¹ Par région céphalique, nous entendons l'ensemble des somites correspondant aux antennes, aux mandibules, aux mâchoires et aux pieds-mâchoires.

forme le vitellus. Le vitellogène décrit dans l'abdomen des circonvolutions caractéristiques pour les différents genres. Dans les Caliges, il descend le long du bord externe de l'abdomen, puis se replie pour se porter en avant; bientôt il se courbe de nouveau et enfin se dirige en formant des sinuosités jusqu'à l'entrée des ovisacs. Dans le genre *Congericola*, le vitellogène descend dans l'abdomen le long de son bord externe; arrivé à l'extrémité postérieure du corps, il forme une courbe à concavité antérieure, puis il se porte en avant en longeant le tube digestif, et vers le milieu de la longueur du corps, il se continue avec l'oviducte. Généralement, la membrane anhiste des vitellogènes est tapissée, comme chez les Congéricoles, par exemple, d'une couche de cellules épithéliales.

Dans la description des produits sexuels, je prendrai pour type les *Congericola*, qui se prêtent parfaitement à l'étude des différentes parties de l'ovaire. Si, après avoir isolé le germigène, on vient à ouvrir cette glande, on reconnaît aisément que sa cavité était remplie par un filament très-délié, entortillé et pelotonné sur lui-même. La plus grande partie de ce filament se montre, sous les plus forts grossissements, formée d'un simple cordon protoplasmatique, où il n'est pas possible de reconnaître des cellules distinctes. Ce cordon est constitué d'une matière transparente et finement granuleuse, dans laquelle on découvre un grand nombre de noyaux cellulaires de très-petite dimension. Mais dans le voisinage du germiducte, il se montre constitué de cellules distinctes, renfermant chacune un de ces petits noyaux. Ces noyaux deviennent très-apparents, si l'on observe ces cellules dans une solution de 0,5 p. ‰ de chromate neutre de potasse. Il résulte clairement de l'étude de ce cordon en différents points de son étendue, que la formation des cellules dont il se constitue, dans le voisinage du germiducte, résulte du fendillement de la masse granuleuse du cordon protoplasmatique autour des différents noyaux. Ce cordon protoplasmatique se prolonge jusque dans le germiducte, où il se montre constitué de cellules protoplasmatiques claires et transparentes, aplaties en forme de disques, et à la partie inférieure du germiducte, il se trouve en continuité directe avec la pile d'œufs contenus dans le vitellogène. Ces œufs ne sont que les disques du cordon ovarien du germiducte, dans le corps protoplasmatique desquels se sont déposés des éléments réfringents.

Tous les œufs contenus en même temps dans le vitellogène arrivent simultanément à leur maturité; ils sont évacués au même moment; le vitellogène, devenu vide, reçoit une nouvelle portion du cordon ovarien, et chacune des cellules dont il se constitue devient un œuf.

Jamais je n'ai pu distinguer autour du cordon ovarien retiré du germigène une couche de cellules épithéliales, comme celle que M. Claus a décrite chez les *Caligus*. Chez les Caliges, pas plus que chez les Congéricoles, le contenu du germigène n'est un tube entortillé dont les parois seraient constituées par une couche de cellules épithéliales; c'est, au contraire, un cordon formé de cellules toutes semblables, ayant toutes la même valeur et toutes destinées à devenir des œufs. On observe, du reste, en étudiant les modifications successives que subissent ces cellules, après leur entrée dans le vitellogène, que le protoplasme, d'abord transparent, devient granuleux à la périphérie des cellules. Ces granules envahissent peu à peu tout le protoplasme; ils grandissent dans le cours du développement de l'œuf et deviennent de véritables gouttelettes formées d'une substance réfringente.

Mais comment se forme ce cordon ovarien?

En examinant avec soin le germigène, on n'a pas de peine à se convaincre que le fond de la glande n'est pas occupé par le cordon pelotonné qui remplit tout le reste du germigène, mais par une masse granuleuse formée d'une matière protoplasmique tenant en suspension des noyaux de très-petite dimension. Quoique je n'aie pu apercevoir la continuité entre le cordon protoplasmique et la masse granuleuse du fond de la glande, je ne doute pas qu'il ne se forme aux dépens de ce liquide protoplasmique; il est, du reste, constitué primitivement de cellules fusionnées par leur corps et distinctes seulement par leur noyau; il me paraît indubitable que le mode d'oogenèse est, au fond, identique dans tous les crustacés.

Constitution de l'œuf. — L'œuf, chez tous les Lernéens se constitue : 1° d'une vésicule germinative incolore et transparente. Le plus souvent, il n'est plus possible de distinguer la vésicule germinative dans l'œuf arrivé à son complet développement; mais je crois qu'il ne faut nullement accepter comme vraie l'idée, qui se présente tout naturellement, de la disparition de la vésicule

germinative. La facilité avec laquelle une vésicule aussi délicate peut échapper au sein d'une émulsion, la petitesse de cette vésicule chez beaucoup de Lernéens, enfin l'opacité extrême du vitellus, sont des faits qui rendent parfaitement compte de la difficulté que l'on éprouve à démontrer son existence dans les œufs arrivés à leur complet développement.

2° La vésicule germinative tient en suspension un petit corpuscule solide fort réfringent (quelquefois plusieurs corpuscules), qui représente la tache de Wagner.

3° Le vitellus se constitue essentiellement de deux éléments parfaitement distincts par leur nature, leur origine et tous leurs caractères extérieurs : le protoplasme, qui fait partie intégrante de la cellule-œuf, et qui, dès le début du développement de l'œuf, entoure les vésicules germinatives; et les éléments nutritifs, en suspension dans le protoplasme; ils prennent naissance dans une partie spéciale du tube désigné sous le nom de vitellogène.

4° Une seule membrane entoure le vitellus; elle est tantôt incolore, tantôt de couleur jaunâtre; elle est probablement formée de chitine et paraît être un chorion dans le vrai sens du mot. Cette membrane porte à l'un des pôles de l'œuf, chez le *Chondracanthus soleæ*, un petit orifice de forme elliptique, circonscrit par un petit bourrelet résultant d'un épaississement du chorion. De là partent, en rayonnant, de très-faibles plis de la membrane. Cet orifice est évidemment un micropyle et son existence démontre que la membrane qui entoure l'œuf au moment de la ponte se forme avant la sortie de l'oviducte. La fécondation s'opère, en effet, au moment du passage de l'œuf de l'oviducte dans l'ovisac.

Je n'ai pu découvrir cet orifice chez les autres *Chondracanthus* dans les premiers temps du développement. Mais, chez ces animaux, l'œuf présente, au début, une forme parfaitement sphérique, et ce n'est que plus tard qu'il prend une forme ovale. Je ne m'étonne pas de n'avoir pu trouver le micropyle dans ces œufs, qui, à cause de leur forme sphérique, peuvent prendre une infinité de positions sur le porte-objet du microscope, tandis que ceux qui ont la forme ovale ont toujours le grand axe parallèle au plan sur lequel ils reposent. Et comme le micropyle se trouve toujours à l'extrémité de ce grand axe, qui est l'un des pôles de l'œuf, la place qu'il faut examiner pour le décou-

vrir est parfaitement déterminée. Il n'en est pas de même quand les œufs ont la forme sphérique; ils ont alors une infinité de pôles, et les points à examiner pour découvrir le micropyle ne sont plus déterminés. Mais chez les Copépodes libres, aussi bien que chez les divers Lernéens que j'ai étudiés, l'œuf devient toujours ovale au moment de la formation du blastoderme, alors même qu'il est sphérique au début du développement. Les Chondracanthes sont aussi dans ce cas. Quand l'œuf a pris cette forme ellipsoïdale, on y reconnaît distinctement le micropyle avec tous les caractères qu'il présente, avant le fractionnement, chez ceux qui, dès le début, ont la forme ovale.

Je n'ai pu découvrir un micropyle dans aucun autre genre de crustacés lernéens.

Une seconde membrane entoure les œufs des Lernéens, après leur arrivée dans l'ovisac; mais celle-ci est une dépendance de l'ovisac lui-même et ne doit pas être considérée comme une membrane de l'œuf.

Chez les *Anchorella*, les *Clavella*, les *Eudactilina*, les *Lerneonema*, etc., l'œuf se constitue absolument des mêmes parties.

Développement. — Les premiers phénomènes embryonnaires chez les Lernéens ont été étudiés par M. Émile Bessels et par moi-même, et nous avons publié en commun les résultats de nos recherches sur le mode de formation du blastoderme chez ces animaux. Nous avons été conduits à distinguer dans ce groupe d'animaux si bizarres, deux types de développement bien distincts, dont l'un, réalisé chez les Chondracanthes, est caractérisé en ce que le vitellus subit le phénomène du fractionnement total, tandis que dans l'autre il n'existe pas de traces de ce phénomène.

1^{er} TYPE. — *Chondracanthus*. La segmentation du vitellus s'opère chez ces animaux avec des caractères tout particuliers: il se forme successivement 2, 3, 4 et 8 globes, qui résultent de l'apparition, à la surface du vitellus, de sillons qui s'avancent progressivement vers le centre de l'œuf, de façon à diviser successivement la masse vitelline en 2, 3, 4 et 8 parties. Dès que l'œuf est divisé en huit segments, chacun de ceux-ci se divise directement en quatre parties nouvelles, et cette division commence par celle des noyaux, qui, eux,

aussi, se divisent directement en quatre parties. Il se forme ainsi 32 globes, qui, à leur tour, se divisent chacun en quatre portions, de telle manière que le nombre des segments passe directement de 32 à 128. Mais au moment où l'œuf présente 32 segments, une séparation entre le protoplasme de l'œuf et les éléments nutritifs du vitellus commence à se produire : les éléments nutritifs du vitellus s'amassent au centre de l'œuf et le protoplasme entraînant les noyaux des globes est refoulé à la périphérie ; quand la division de l'œuf en 128 segments s'est effectuée, la séparation entre les deux éléments constitutifs du vitellus est déjà plus complète, et, à la fin du fractionnement, on trouve au centre de l'œuf un amas de matières nutritives, entouré d'une couche de cellules protoplasmiques situées à la périphérie, où elles forment le blastoderme.

Les éléments de la première couche cellulaire de l'embryon ne sont donc que des segments vitellins débarrassés des éléments nutritifs dont la cellule-œuf s'était chargée dans le vitelloène. *Le protoplasme de ces cellules est une partie du protoplasme de la cellule germinative primitive, et les noyaux ne sont probablement que des portions de la vésicule germinative, noyau de la cellule-œuf.*

Il est à remarquer que les plans de division qui se produisent successivement pendant le fractionnement passent tous par le centre idéal de l'œuf, de sorte que chaque segment a toujours la forme d'une pyramide, dont la base est tournée vers la périphérie de l'œuf et dont le sommet se trouve au centre. Tous les segments ont donc la même valeur et se conduisent de la même manière : ils se débarrassent tous en même temps des éléments nutritifs ; tous concourent donc à former l'amas de matières nutritives accumulées au centre de l'œuf, et tous aussi fournissent une cellule au blastoderme.

Il en résulte que la formation du blastoderme n'est pas un phénomène se produisant après le fractionnement du vitellus ; la segmentation doit être considérée comme n'étant qu'une première phase de la formation du blastoderme.

2^{me} TYPE. — Dans le deuxième type de développement se rangent les genres *Caligus*, *Anchorella*, *Clavella*, *Lerne*a et *Eudactylina*, qui ont un

mode de formation du blastoderme, en apparence complètement différent de celui des Chondracanthes; mais, au fond, les phénomènes sont les mêmes.

Ici le premier phénomène qui se produit dans l'œuf fécondé consiste dans la séparation du protoplasme d'avec les éléments nutritifs du vitellus. Le protoplasme se porte autour de la vésicule germinative et la cellule-œuf occupe dès lors le centre d'un amas de matières nutritives, qui, à partir de ce moment, ne font plus aucunement partie de la cellule. L'œuf de ces crustacés ressemble alors à un œuf de Trématode ou de Cestoïde. La cellule-œuf se divise en deux cellules-filles qui se multiplient à leur tour; mais les éléments nutritifs du vitellus ne prennent point part à cette division; les quelques cellules ainsi formées se portent à la périphérie de l'œuf; dès ce moment elles continuent à se multiplier. Elles forment d'abord une zone cellulaire peu étendue, appliquée comme une calotte sur une petite partie de la surface du vitellus; elles continuent à se multiplier; la zone s'étend de plus en plus et finit par englober complètement la masse de matières nutritives. Ici donc, comme chez les Chondracanthes, la formation du blastoderme résulte d'un double phénomène : la multiplication par division de la cellule-œuf, et la séparation des éléments nutritifs d'avec le protoplasme de l'œuf. Ces deux phénomènes se produisent *simultanément* chez les Chondracanthes; ils ont lieu *successivement* ici; voilà la seule différence entre ces deux modes de développement, si différents en apparence.

III. — COPEPODES LIBRES.

Grâce aux travaux de MM. von Siebold ¹, Fischer ², Zenker ³, Claus ⁴ et Leydig ⁵, l'étude anatomique des Copépodes a fait en peu de temps de grands

¹ C. Th. von Siebold, *Beiträge zur Naturgeschichte wirbelloser Thiere*, Dantzig. 1839.

² Fischer, *Beiträge zur Kenntniss der in der Umgegend von St-Petersburg sich findenden Cyclopiden*. BULL. SOC. IMP. NAT. DE MOSCOU, 1852-55.

³ Zenker, *Ueber die Cyclopiden des süßen Wassers*. TROSCHEL'S ARCHIV, XX, 1854, p. 89.

⁴ Claus, *Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Copepoden*. Ibid., XXIV.

Idem, *Die freilebenden Copepoden mit besonderer Berücksichtigung der Fauna Deutschlands, der Nordsee und des Mittelmeeres*.

⁵ Leydig, *Bemerkungen über den Bau der Cyclopiden*. Ibid., XXV.

progrès, et on possède aujourd'hui sur l'organisation de ces crustacés des données exactes et positives.

La constitution de l'appareil sexuel femelle et le mode de formation de l'œuf sont peut-être mieux connus chez ces animaux que dans n'importe quel groupe de crustacés.

L'appareil sexuel femelle se constitue chez les Copépodes libres d'un germigène unique, de forme ovoïde à grosse extrémité antérieure, placé sur la ligne médiane, d'où part, à droite et à gauche, un tube large, que Zenker et Claus désignent sous le nom de conduit ovifère (Eierschlauch), tout en reconnaissant que c'est dans ces organes que se forme le vitellus. Cette partie de l'appareil femelle nous paraît mériter parfaitement le nom de vitellogène; les germes, arrivés dans ces conduits, se chargent d'éléments nutritifs, qui prennent naissance dans leur protoplasme et leur enlèvent la transparence qu'ils présentaient au moment de sortir du germigène. Dans son grand travail sur les Copépodes libres, M. Claus reconnaît que c'est à tort qu'il a autrefois attribué aux Cyclopes deux germigènes, et qu'il a émis l'opinion que chacun des tubes ovifères s'élargit notablement à sa partie antérieure en une ampoule terminale spécialement affectée à l'élaboration des germes.

M. Claus a étudié avec beaucoup de soin le mode de formation des produits sexuels. Si l'on examine à un fort grossissement la partie terminale du germigène, on voit qu'elle est remplie d'un liquide transparent et finement granuleux, tenant en suspension des noyaux cellulaires de forme et de grandeur assez variables. C'est le protoplasme commun que l'on retrouve dans les différents groupes du règne animal, et qui tient en suspension les jeunes vésicules germinatives, au début du développement des germes. Dans le voisinage de l'entrée du vitellogène, on voit ces noyaux, devenus de véritables vésicules germinatives, entourés d'une couche parfaitement limitée de ce liquide protoplasmique; on reconnaît facilement dans ces éléments les cellules germinatives ou germes, qui vont passer dans le vitellogène pour se charger d'éléments réfringents destinés à nourrir le futur embryon. Ce n'est que dans son grand travail : *Die freilebenden Copepoden*, que le savant professeur de Marbourg a véritablement reconnu la nature du germigène et le mode d'oogenèse chez ces crustacés inférieurs. Dans ses travaux antérieurs,

il avait considéré le germigène comme fournissant uniquement les vésicules germinatives, et il pensait que le vitellus ne venait que secondairement entourer la vésicule de Purkinje, qui, d'après lui, aurait été la première partie formée de l'œuf. Mais ses recherches ultérieures lui ont démontré que la partie essentielle du vitellus, le protoplasme, se forme en même temps que la vésicule germinative à l'intérieur du germigène, et que la partie accessoire du vitellus, les éléments nutritifs seuls, se forme dans le vitellogène. Mes recherches sur les *Arpacticus* et les *Cyclops* m'ont conduit aux mêmes conclusions : la cellule germinative, constituée comme je viens de le dire, d'un corps protoplasmique, tenant en suspension une vésicule germinative à nucléole, arrive dans le vitellogène et là se charge des éléments secondaires ou nutritifs. J'ai observé, chez les *Arpacticus* aussi bien que chez les *Cyclops*, que ces éléments vitellins se forment à l'intérieur même des jeunes œufs, comme M. Leydig l'a reconnu depuis longtemps, et, sous ce rapport, les Copépodes se trouvent dans le même cas que tous les crustacés que j'ai eu l'occasion d'étudier.

L'œuf arrivé dans l'ovisac est entouré d'une membrane distincte. Cette membrane est-elle une membrane vitelline ou un chorion ? D'après M. Claus, elle se forme dans la partie inférieure du vitellogène aux dépens de la couche externe du vitellus et elle doit être considérée, d'après cela, comme une membrane vitelline véritable. Jamais je n'ai pu trouver de trace d'une membrane autour des œufs contenus dans le vitellogène. Au contraire, les œufs contenus dans les ovisacs s'en sont constamment montrés pourvus. Je crois que cette membrane ne peut être considérée comme une membrane vitelline, mais qu'elle est un produit de sécrétion des cellules épithéliales de l'oviducte, par conséquent, un vrai chorion.

L'œuf des Copépodes, formé par le concours de deux glandes distinctes, est donc constitué d'une cellule protoplasmique, qui, en traversant le vitellogène, s'est chargée d'éléments nutritifs ou vitellins; ceux-ci sont tenus en suspension dans le protoplasme et forment avec lui le vitellus. Il est entouré d'une membrane qui paraît se former autour de l'œuf au moment de son passage de l'oviducte dans l'ovisac. Ce n'est donc pas une membrane vitelline, mais un vrai chorion.

Développement. — M. Claus a constaté le premier que les œufs des Copépodes présentent le phénomène du fractionnement total; mais il ne se prononce pas sur la question de savoir si la vésicule germinative disparaît dans l'œuf fécondé pour être remplacée par un noyau de nouvelle formation; il n'a pas vu non plus quelle est la relation existante entre les derniers globes vitellins et les cellules du blastoderme.

Nous avons suivi de près, M. E. Bessels et moi, les premiers phénomènes embryonnaires qui se produisent dans les œufs du *Cetochilus septentrionalis* et de l'*Arpacticus chelifer*, et tout nous porte à croire que la vésicule germinative se divise en deux portions qui deviennent les noyaux des premiers globes vitellins ¹.

A la fin du fractionnement, on voit les divers segments vitellins, tous de forme pyramidale, occuper tout le pourtour de l'œuf et une séparation s'effectuer peu à peu entre les éléments nutritifs du vitellus qui s'accumulent au centre de l'œuf, et le protoplasme des divers globes qui, entraînant le noyau de ces globes, se porte à la périphérie de l'œuf pour y former les cellules du blastoderme.

IV. — ISOPODES ET AMPHIPODES.

Au point de vue de la constitution de l'appareil femelle, du mode de formation et de la composition de l'œuf, du développement enfin, les Isopodes et les Amphipodes présentent entre eux des analogies telles, que je crois pouvoir, sans inconvénient, étudier simultanément dans ces deux groupes les diverses questions qui se rapportent à l'œuf.

L'appareil sexuel femelle des Amphipodes et des Isopodes est formé de deux utricules cylindriques, étendus dans la cavité du corps, parallèlement au tube digestif, depuis le premier jusqu'au septième segment thoracique. De leur milieu ou d'un point situé un peu plus en arrière, généralement au cinquième segment, on voit partir un canal excréteur, qui se porte en dehors et en bas pour s'ouvrir à l'extérieur par un orifice circulaire situé à la face

¹ Édouard Van Beneden et Émile Bessels, *Mémoire sur la formation du blastoderme chez les Amphipodes, les Lernéens et les Copépodes*. MÉM. COUR. ET DES SAV. ÉTR. DE L'ACAD. ROY. DE BELG., t. XXXIV.

interne des épimères de la cinquième paire. Les œufs évacués par ces oviductes sont reçus dans une poche incubatrice, où ils sont maintenus par des appendices flabelliformes, qui s'insèrent sur l'article basilaire des pattes thoraciques. Là les œufs accomplissent leur évolution; ils y restent jusqu'au moment de leur éclosion.

L'appareil sexuel des Isopodes a été étudié par MM. Leuckart ¹ et Lereboullet ²; les Amphipodes ont été l'objet de travaux plus nombreux et plus complets; Bruzelius ³, Spence Bate ⁴ et de la Valette Saint-Georges ⁵ s'en sont successivement occupés.

Deux utricules allongés constituent la partie essentielle de l'appareil femelle, les ovaires. On a généralement décrit ces ovaires comme étant des tubes cylindriques, dans lesquels on trouve des œufs à différents états de développement; les œufs les plus jeunes occuperaient la partie périphérique des utricules, tandis que la partie centrale serait occupée par des œufs beaucoup plus avancés dans leur développement.

Dans son article *Zeugung*, publié dans la Physiologie de R. Wagner, M. Leuckart dit, en parlant de l'appareil sexuel des Isopodes: « Die ausgebildeten Eier nehmen ganz constant die Innenseite des Eierstocksschlauches; die jüngsten dagegen die entgegengesetzte aussere Seite desselben in ihrer ganzen Länge ein. Nur die äussere Hälfte der Eierstocksröhre ist die Bildungsstätte der Eier. » Cette observation, qui peut être appliquée à tous les Isopodes aussi bien qu'aux Amphipodes, a passé inaperçue, et les auteurs qui, après M. Leuckart, se sont occupés de l'étude de l'ovaire de ces crustacés, ont complètement méconnu cette remarquable disposition.

¹ Leuckart, dans *Handwörterbuch der Physiologie* de R. Wagner. Art. *Zeugung*, vol. IV, p. 807.

² Lereboullet, *Mém. sur les Crustacés de la famille des Cloportides*, p. 115. — *Mém. de la Soc. d'hist. nat. de Strasbourg*, 1855, t. IV.

³ Bruzelius, *Beitrag zur Kenntniss des inneren Bau der Amphipoden (aus der Ofversigt af. kgl. Vetenskaps. — AKAD. FÖRHANDISGER, 1859, n° 1. Uebersetz von Dr Creplin in Troschel's ARCHIV, t. XXV, 1859.*

⁴ Spence Bate, *On the British Edriophthalmata in Report of the 25 meeting of the British Association for the advancement of science, held at Glaskow in 7^{ber} 1855*, London, 1866. — *A synopsis of the British Edriophthalmous Crustacea. ANNALS OF NAT. HIST., 2^e série, t. XIX.*

⁵ De la Valette Saint-Georges, *Studien über die Entwicklung der Amphipoden*. Halle, 1860.

J'ai pu, dans le cours de mes recherches, constater un grand nombre de fois l'exactitude de la description que M. Leuckart avait donnée de l'ovaire des *Asellus*. J'ai rencontré cette disposition non-seulement chez les Isopodes (*Ligia*, *Oniscus*, *Asellus*), mais aussi chez tous les Amphipodes, où elle a échappé aux différents naturalistes qui s'en sont occupés, et spécialement à M. de la Valette.

Chez tous ces animaux il faut distinguer, dans toute la longueur de l'ovaire, deux parties bien distinctes : l'une située, du côté externe, se présente sous forme d'une bande étroite et renferme uniquement de jeunes œufs, à différents états de développement (pl. VIII, fig. 8 *b*; pl. IX, fig. 1 *a*); toujours ces germes sont complètement transparents et ils se constituent exclusivement des éléments qui font partie intégrante de la cellule-œuf : d'un corps protoplasmatique, d'un noyau (vésicule germinative) et d'un nucléole (corpuscule de Wagner). Cette bande étroite où les germes prennent naissance représente évidemment le germigène des autres crustacés; c'est dans cette portion du tube sexuel exclusivement que les germes se forment et se multiplient. La plus grande partie du tube, située du côté interne relativement à la première, est remplie par des œufs qui sont tous arrivés au même degré de développement; ils sont toujours plus ou moins chargés d'éléments nutritifs, de granules vitellins et de gouttelettes d'une substance très-réfringente. Comme ces éléments sont généralement colorés chez les Isopodes et les Amphipodes, il en résulte qu'au premier coup d'œil cette région interne du tube se distingue du germigène par sa coloration; celui-ci apparaît comme une bande blanchâtre appliquée sur le vitellogène. C'est dans cette région interne que les germes formés dans le germigène se chargent d'éléments nutritifs, et que l'œuf atteint son entier développement. Il faut donc considérer cette partie du tube sexuel comme un vitellogène, et il en résulte que la division du travail physiologique existe chez ces crustacés dans la largeur de l'utricule ovarien, tandis que, en général, chez les Nématodes, les Lernéens et beaucoup d'autres animaux, la division existe dans la longueur. Chez la plupart des Nématodes, où l'appareil sexuel se constitue aussi d'un tube très-allongé, les germes se forment près de l'extrémité aveugle et se chargent d'éléments vitellins dans une portion plus ou moins éloignée de cette extrémité; ici, au

contraire, les germes se forment dans toute la longueur du tube sexuel, suivant une bande située à son côté externe, et ils ne se chargent d'éléments nutritifs que lorsqu'ils ont atteint sa partie interne, après s'être déplacés transversalement. On se rappelle qu'une disposition tout à fait semblable a été signalée chez un certain nombre de Nématodes : les *Trichocéphales*, les *Trichosomes* et les *Trichines*.

Structure de l'ovaire. — Les utricules allongés qui représentent l'ovaire sont recouverts d'une couche mince de tissu conjonctif, formé d'une substance fondamentale granuleuse, où l'on distingue des noyaux cellulaires de forme et de dimensions très-variables. Ils ont des contours très-déliés et sont généralement pourvus d'un nucléole. On reconnaît facilement dans ce tissu la présence d'espaces clairs souvent très-étendus, qui paraissent être des lacunes remplies d'une liquide transparent. Quelquefois, comme chez les *Asellus*, on y trouve aussi des cellules pigmentaires, dont la forme varie excessivement et qui, parfois, paraissent être désorganisées de façon à ne laisser dans la substance fondamentale du tissu que des traînées informes de granules pigmentaires. Cette couche représente évidemment la lame de tissu conjonctif, qui, chez les insectes, entoure les tubes ovifères et qui portent les dernières ramifications des trachées. A mon avis, elle représente aussi le tissu conjonctif fondamental de l'ovaire des mammifères, et les utricules sexuels des Édriophthalmes sont plongés dans ce tissu, à peu près comme les tubes ovariens des jeunes mammifères.

Sous cette couche se trouve la membrane anhiste fondamentale qui forme, si l'on peut s'exprimer ainsi, la charpente de la glande. Cette membrane est tapissée, sur toute sa surface interne, par une couche de cellules épithéliales, mais cet épithélium existe seulement dans la partie interne du tube sexuel, celle que je considère comme représentant le vitellogène. *Les parois du germigène sont dépourvues d'un épithélium* proprement dit.

Les cellules épithéliales ont des dimensions qui varient beaucoup d'un genre à l'autre; elles sont, en général, complètement transparentes, à contours peu marqués et pourvues d'un noyau granuleux dont le diamètre mesure environ le tiers de celui de la cellule. Ce noyau granuleux renferme un

nucléole, qui paraît être un petit corpuscule solide, réfractant fortement la lumière. Ces cellules présentent toujours des caractères particuliers qui permettent de les distinguer facilement des jeunes œufs. L'épithélion envoie souvent à l'intérieur des tubes ovariens des prolongements, en forme de cloisons transversales, qui divisent le tube en un certain nombre de compartiments, dans chacun desquels se trouve un œuf; quelquefois, comme dans le genre *Dermophilus* (Ed. Van Ben. et Em. Bess.), ces prolongements sont de véritables lames cellulaires qui séparent complètement dans le vitellogène deux œufs voisins. Chaque œuf se trouve alors dans une capsule cellulaire close.

Il arrive même quelquefois, comme chez l'*Asellus aquaticus*, par exemple, que la membrane anhiste qui forme la charpente de la glande s'infléchit entre deux œufs voisins, et que le tissu conjonctif s'avance dans le sillon qui en résulte. Il semble que le tube ovarien manifeste une tendance à se fractionner en vésicules distinctes renfermant chacune un œuf et qui représenteraient évidemment les vésicules de de Graaf des mammifères. Mais cette division du tube en vésicules ne s'opère jamais complètement. Néanmoins, il est impossible de ne pas reconnaître, quand cette disposition se présente, l'analogie frappante qui existe entre l'ovaire de ces Édriophthales et celui des mammifères.

Ces cloisons cellulaires deviennent très-difficiles à reconnaître, peut-être disparaissent-elles, quand les œufs approchent de leur maturité.

Produits sexuels; formation des œufs. — Le germigène se constitue, comme je l'ai dit, de la portion externe de l'ovaire; elle apparaît comme une bande ou plutôt comme un bourrelet placé sur le vitellogène le long de son bord supérieur et externe, de sorte que, entre le germigène et le vitellogène, existe un sillon plus ou moins profond, et c'est ainsi que la division du tube en germigène et en vitellogène s'accuse à l'extérieur. De plus, le germigène se prolonge souvent (c'est toujours le cas chez le *Gammarus fluviatilis*, les *Caprella*, *Leptomera* et certains *Oniscus*) au delà du vitellogène, à la portion terminale en cul-de-sac du tube sexuel (pl. IX, fig. 1).

Dans toute la longueur du germigène, la partie tout à fait externe du tube

(pl. VIII, fig. 9, *a*), est remplie de noyaux de cellules, séparés les uns des autres par une substance visqueuse et finement granuleuse; mais toujours ces noyaux sont limités par des contours extrêmement délicats. Si l'on examine les différentes zones du germigène, en partant de cette région tout à fait externe où l'on ne distingue que des noyaux, on voit qu'autour de chacun de ces noyaux, qui ont un peu grandi et qui, en grandissant, sont devenus un peu plus transparents, une partie de la substance fondamentale commune s'est délimitée, de sorte qu'on reconnaît alors des cellules allongées dans le sens de la longueur du tube sexuel (pl. VIII, fig. 9, *b*). Au fur et à mesure qu'on s'approche de l'axe central de l'ovaire, on voit grandir ces cellules (pl. VIII, fig. 9, *b'*), et en même temps leur noyau prend de plus en plus les caractères d'une vésicule germinative; il renferme tantôt un nucléole unique, comme chez les *Asellus*, d'autres fois un grand nombre de nucléoles, comme chez plusieurs *Gammarus*. En même temps que les germes grandissent, ils perdent de plus en plus la forme allongée qu'ils présentaient d'abord, et ils acquièrent des formes polygonales plus ou moins régulières, à raison de la pression qu'ils exercent les uns sur les autres.

Les germes atteignent ainsi peu à peu, dans le germigène, leur volume maximum, et bientôt ils passent dans le vitellogène, où ils vont se charger d'éléments nutritifs. J'ai dit, en exposant la structure des parois de l'ovaire, que le germigène est dépourvu d'épithélion, tandis que le vitellogène montre toujours une couche de cellules épithéliales parfaitement caractérisées. Mais j'ai pu observer très-souvent que les germes arrivés au maximum du développement qu'ils peuvent atteindre dans le germigène sont recouverts, du côté du vitellogène, d'une couche de vraies cellules épithéliales (pl. VIII, fig. 9, *c*). Immédiatement après la ponte, il s'opère une multiplication rapide de ces cellules; il se forme des lames cellulaires qui s'avancent entre les germes; les jeunes œufs, qui doivent venir prendre la place de ceux qui viennent d'être évacués, s'entourent ainsi peu à peu d'une couche de cellules épithéliales; c'est donc aussi aux dépens de ces cellules que l'épithélion du vitellogène se régénère et que se forment les cloisons transversales complètes ou incomplètes dont j'ai parlé plus haut.

Aucune membrane n'existe autour des cellules germinatives; je m'en suis

assuré par les procédés que j'ai déjà signalés plusieurs fois, et j'ai pu constater que ces germes isolés présentent de magnifiques mouvements amœboïdes, quand ils sont tenus en suspension dans du sérum sanguin ou de l'humeur aqueuse.

M. Leuckart croit que chez les *Asellus* la première partie formée de l'œuf est la vésicule germinative : « Anfangs bestehen die Eier nur aus den späteren Keimbläschen, ohne Dottermasse und Keimfleck ¹. »

Il résulte des observations dont je viens de rendre compte, qu'il n'en est nullement ainsi : dès le début, l'œuf se constitue d'un noyau entouré de substance protoplasmatique; seulement, au début du développement, ce protoplasme n'est pas limité autour de chaque vésicule germinative; les noyaux cellulaires sont tenus en suspension dans un liquide protoplasmatique commun. Mais il faut considérer cet ensemble comme formé de cellules distinctes par leur noyau, mais confondues par leur contenu. Ce liquide protoplasmatique commun, aussi important que le noyau lui-même, a échappé à M. Leuckart. De plus, les jeunes noyaux renferment au début un grand nombre de granulations, et ces granules semblent se fondre entre eux pour former le corps nucléolaire.

Je ne crois pas non plus que l'on puisse considérer l'œuf, ainsi que l'a fait M. de la Valette Saint-Georges, comme étant primitivement une cellule épithéliale.

Vitellogène ; formation du vitellus. — Tous les œufs contenus dans le vitellogène sont pondus en même temps, pour passer tous à la fois dans la poche incubatrice, où l'on trouve toujours tous les embryons au même degré de développement. Immédiatement après, d'autres germes se portent à l'intérieur du vitellogène en se déplaçant transversalement, et viennent prendre la place des œufs qui viennent d'être évacués. Tantôt, comme chez les *Gammarus pulex*, *fluviatilis*, les *Dermophilus*, les *Oniscus* et beaucoup d'autres Isopodes, il n'existe qu'une seule rangée d'œufs dans le vitellogène; un œuf remplit à lui seul toute la largeur du tube ovarien; d'autres fois, comme c'est

¹ Article *Zeugung*, dans le *HANDWÖRTERBUCH DER PHYSIOLOGIE VON R. WAGNER*, p. 807.

le cas chez les *Gammarus locusta*, les *Asellus aquaticus* et bien d'autres encore, il existe plusieurs œufs dans la largeur du tube sexuel.

Les germes qui ont pénétré dans le vitellogène se chargent bientôt d'éléments nutritifs caractérisés par leur pouvoir réfringent considérable; ce sont en partie des granules de très-petite dimension, en partie des globules de nature albuminoïde, en partie des gouttelettes de graisse. Les éléments nutritifs du vitellus sont tantôt jaunes, tantôt bruns, quelquefois d'une belle couleur violette; ils communiquent à l'œuf sa couleur propre, qui varie d'une espèce à l'autre.

Mais comment se forment les éléments nutritifs? Se développent-ils à l'intérieur du corps protoplasmique du jeune œuf? ou bien viennent-ils de l'extérieur?

J'ai cru d'abord que les éléments nutritifs du vitellus prenaient naissance dans les cellules épithéliales du vitellogène, et que ces cellules étaient absorbées par le protoplasme de la cellule-œuf. Voici ce qui a donné lieu à cette erreur : au contact de l'eau les germes prennent des caractères tout particuliers; leur protoplasme se gonfle, et en même temps il se développe à son intérieur des lacunes arrondies qui se remplissent d'eau et que l'on peut facilement confondre avec des noyaux délicats à contours peu marqués et dépourvus de nucléoles. Comme j'avais eu très-souvent sous les yeux de ces germes déjà plus ou moins chargés d'éléments réfringents, dont le protoplasme tenait en suspension des corps qui me paraissaient avoir de grandes analogies avec les noyaux des cellules épithéliales, j'ai cru que réellement les éléments nutritifs du vitellus se développaient dans ces cellules après que celles-ci avaient été avalées par le protoplasme de la cellule-œuf.

Mais j'ai bientôt reconnu que c'est là une erreur incontestable, et que jamais les germes ne présentent cette apparence celluleuse, si on les observe à l'intérieur des utricules sexuels ou dans un liquide indifférent, tel que l'iode-sérum ou une solution d'albumine. J'ai aujourd'hui la certitude que les éléments nutritifs du vitellus se forment toujours à l'intérieur du protoplasme de la cellule-œuf, comme M. de la Valette l'avait reconnu depuis longtemps.

Les œufs ne sont pas revêtus, au début, d'une membrane vitelline, comme

le croyait M. de la Valette; mais quand ils sont arrivés dans la poche incubatrice, on leur reconnaît une membrane unique, qui se forme par voie de sécrétion; elle est très-probablement sécrétée par les cellules épithéliales du vitellogène, et cette membrane doit être considérée, par conséquent, comme étant un vrai chorion.

Nous avons démontré, M. Émile Bessels et moi, que la prétendue membrane vitelline qui, chez les Amphipodes, a été signalée sous le chorion et qui porte un orifice décrit comme micropyle par M. Meissner, est une membrane embryonnaire émanant des cellules du blastoderme, et que le prétendu micropyle de Meissner se forme après la fécondation et n'a rien de commun, par conséquent, avec un micropyle. La membrane interne de l'œuf de l'*Asellus aquaticus*, n'est pas non plus une membrane vitelline; elle est, au contraire, une première cuticule embryonnaire, une cuticule blastodermique¹.

Développement. — Il faut distinguer chez ces Édriophtalmes trois modes distincts de développement; trois procédés différents pour la formation des cellules du blastoderme:

1° Il résulte de nos recherches² que certains Amphipodes, comme les *Gammarus locusta* et les *Dermophilus*, présentent le phénomène du fractionnement total du vitellus. Ce phénomène s'accomplit absolument de la même manière que chez les Batraciens: l'ordre et le mode d'apparition de toutes les lignes et plans de division sont tout à fait identiques dans ces deux groupes. Peu à peu les segments vitellins, qui ont toujours une forme pyramidale et une disposition rayonnée, se débarrassent de la substance nutritive dont leur protoplasme était primitivement chargé; les éléments nutritifs du vitellus vont s'amasser au centre de l'œuf, et, à la fin du fractionnement, le protoplasme des segments, entraînant leur noyau, se débarrasse complètement des derniers éléments nutritifs; il se porte à la périphérie de l'œuf et y constitue les cellules du blastoderme, tandis que les éléments

¹ Édouard Van Beneden, *Recherches sur l'Embryogénie des Crustacés. I. Observations sur le développement de l'Asellus aquaticus.* BULL. DE L'AC. ROY. DE BELG., 2^e série, t. XXVIII, p. 54.

² Édouard Van Beneden et Émile Bessels. MÉM. COUR. ET DES SAV. ÉTR. DE L'ACAD. ROY. DE BELG., t. XXIV.

nutritifs refoulés au centre de l'œuf y forment un amas de substances réfringentes destinées à nourrir l'embryon ; bientôt se produira le phénomène du fendillement, qu'il est très-important de distinguer de la segmentation du vitellus.

La formation de la première couche cellulaire de l'embryon résulte donc de la multiplication par division de la cellule-œuf, et de la séparation progressive du protoplasme d'avec les éléments nutritifs du vitellus. Ces phénomènes ont lieu simultanément ; d'abord toute la substance nutritive est en suspension dans le protoplasme de la cellule-œuf, et c'est peu à peu que s'opère la séparation entre les deux principes.

Dans les deux modes de développement dont il va être question, il n'y a pas de fractionnement : avant de se diviser, la cellule-œuf se décharge des éléments nutritifs qu'elle tient en suspension. De là un mode de formation du blastoderme différent, en apparence, de celui que je viens d'exposer ; au fond, les phénomènes sont toutefois les mêmes.

2° Chez les *Gammarus pulex* et *fluviatilis*, une séparation partielle du protoplasme d'avec les éléments nutritifs du vitellus s'opère immédiatement après la fécondation. Le protoplasme se porte en partie au centre de l'œuf, autour de la vésicule germinative, de façon à y former un globule protoplasmatique pourvu d'un noyau cellulaire, qui se divise alors en 2, 4, 8 et un plus grand nombre de cellules. Celles-ci vont, en divergeant, se porter à la périphérie de l'œuf ; elles arrivent à la surface en un très-grand nombre de points distincts, et si, à ce moment, on examine l'œuf à la lumière incidente, on voit ces cellules, encore dépourvues de membranes, réparties isolément à la surface et séparées les unes des autres. Elles présentent une coloration blanche et produisent sur le fond, tantôt jaune, tantôt vert, tantôt bleu du vitellus, l'effet d'autant de taches blanches (pl. X, fig. 1). Ces cellules renferment chacune un noyau, qui est probablement une portion de la vésicule germinative. On voit ces cellules grandir peu à peu : attirés par ces cellules blastodermiques, les éléments protoplasmatiques, qui étaient encore unis aux éléments nutritifs, s'en séparent pour se porter autour des noyaux des cellules blastodermiques et agrandir progressivement le corps de ces cellules. Elles se multiplient par division et forment à la fin une lame cellulaire

continue, qui s'épaissit progressivement dans cette région où doit se former la couche cellulaire ventrale de l'embryon.

3° Le troisième mode de développement se présente chez les *Ligia* et les *Oniscus*; il diffère de celui que je viens de décrire, en ce qu'une séparation complète entre l'élément protoplasmique et les éléments nutritifs du vitellus s'opère immédiatement après la fécondation. Le protoplasma se porte au centre de l'œuf pour entourer la vésicule germinative; la cellule-œuf se divise ensuite, et les cellules embryonnaires, qui résultent de sa multiplication, arrivent à la surface, toutes réunies en une petite masse cellulaire unique. Là, elles se multiplient rapidement et forment d'abord une zone peu étendue, qui se développe progressivement sur tout le pourtour du vitellus. Le blastoderme se forme donc ici de la même manière que chez beaucoup de Lernéens, tels que les *Anchorella*, *Clavella*, etc.

Chez les Édriophthalmes, les premiers phénomènes embryonnaires varient donc beaucoup d'un groupe à un autre, quelquefois même, dans les limites d'un même genre, d'une espèce à une autre (*Gammarus*). Mais ces phénomènes, en apparence si différentes, sont, au fond, identiques partout : ils consistent essentiellement dans la multiplication par division de la cellule-œuf, et dans la séparation des éléments nutritifs d'avec le protoplasme de l'œuf. Ces phénomènes se produisent quelquefois simultanément, souvent successivement, et de là les différences qui paraissent si grandes entre les divers modes de formation du blastoderme.

V. — MYSIDÉS.

Les Mysis ont attiré depuis longtemps l'attention des naturalistes; l'étude de leur organisation et de leur développement a fait l'objet d'un grand nombre de travaux, de manière que leur histoire est aujourd'hui en grande partie élucidée. MM. Thompson ¹, Rathke ², Milne Edwards ³, Frey et Leuc-

¹ Thompson, *Zoolog. researches and illustrations*. Cork, 1828.

² Rathke, *Beobachtungen über die Entwicklung von Mysis vulgaris*. WIEGMANN'S ARCHIV, 1839, p. 193. — Idem, *Beiträge zur Fauna Norwegens*. NOV. ACT. NAT. CUR., vol. XX.

³ Milne Edwards, *Histoire naturelle des Crustacés*.

kart ¹, Brandt ², Van Beneden ³, Huxley ⁴ et Claparède ⁵ ont contribué par leurs recherches à la connaissance de l'organisation et du développement de ce groupe si intéressant.

Néanmoins l'appareil femelle n'est bien connu que depuis fort peu de temps; M. Van Beneden a fait connaître une partie essentielle de cet appareil qui avait échappé jusque-là aux investigations des naturalistes, et à laquelle il a donné le nom d'*ovaire*.

L'appareil femelle des Mysis se constitue de deux utricules ou tubes allongés, situés au-dessus du tube digestif; c'est à tort qu'on les a considérés pendant longtemps comme représentant les ovaires. Ces deux canaux sont reliés entre eux par un organe impair, placé transversalement sur la ligne médiane du corps; il a la forme d'un petit sac arrondi, s'ouvrant en avant, à droite et à gauche dans les deux canaux allongés considérés à tort comme représentant les ovaires; c'est cet organe que M. Van Beneden a le premier fait connaître et qu'il a décrit comme représentant l'ovaire proprement dit. Cet ovaire relie entre eux les deux utricules, comme le trait d'union d'un H relie ses deux jambages. De la partie postérieure de chacun des deux tubes, que M. Van Beneden a désignés sous le nom de matrices, part un oviducte distinct, qui s'ouvre à l'extérieur à la base de l'avant-dernière paire de pattes.

Je ne crois pas que les organes, très-bien connus aujourd'hui pour leur forme et leur disposition relative, aient été bien interprétés: l'organe impair que M. Van Beneden a désigné sous le nom d'ovaire doit être considéré comme un germigène; c'est dans cet organe que les germes prennent naissance; mais on ne peut pas dire que ce soit là que se forment les œufs, attendu que les éléments nutritifs du vitellus prennent naissance dans les organes que

¹ Frey und Leuckart, *Beiträge zur Kenntniss wirbelloser Thiere (Ueber die Gattung Mysis)*, 1847. — Idem, *Wiegmann's Archiv*, 1851. — Frey, *De Mysidis flexuosæ anatome*. Goettingen, 1846.

² Brandt, *Middendorff's Siberische Reize, Zoologie*.

³ Éd. Van Beneden, *Anatomie et développement des Mysis dans ses Recherches sur les Crustacés*. BULL. DE L'ACAD. ROY. DE BELG., t. XXVIII, p. 252.

⁴ Huxley, *Lectures ou General Natural History. Lecture XI*. (MEDICAL TIMES GAZETTE.) New series, 1857.

⁵ Claparède, *Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere*.

M. Van Beneden a considérés à tort comme matrice, et qui sont de vrais vitellogènes. Les cellules qui prennent naissance dans cet organe que M. Van Beneden appelle ovaire ne sont pas des œufs, mais bien des germes destinés à devenir des œufs; cet organe est donc un vrai germigène.

Les germes sont de belles cellules protoplasmiques dont les noyaux clairs et transparents, pourvus d'un nucléole unique, représentent la vésicule germinative. Aussi longtemps qu'ils restent dans le germigène, ils ne renferment jamais d'éléments réfringents : c'est dans les canaux latéraux, dans les vitellogènes que ces cellules se chargent des éléments destinés à nourrir le futur embryon.

Les parois du germigène sont formées d'une membrane sans structure, complètement dépourvue d'une couche de cellules épithéliales. On peut le ramener à la forme d'un sac peu profond dont le fond, dirigé en avant, est rempli d'un liquide protoplasmique finement granuleux, tenant en suspension des noyaux de cellules à nucléole peu distinct (pl. X, fig. 15 a). Un grand nombre de granulations sont tenues en suspension dans ces noyaux. Bientôt le protoplasme fondamental se dépose en une couche distincte, autour des noyaux qui ont atteint un certain volume, et dès lors les germes sont devenus indépendants les uns des autres, et en quelque sorte individualisés. Le mode de formation des germes est donc absolument le même chez les Mysis que chez tous les autres crustacés.

Vitellogène. — Le germigène unique, placé sur la ligne médiane au-dessus du tube digestif, s'ouvre latéralement à droite et à gauche dans deux canaux allongés : ce sont les vitellogènes; à leur extrémité postérieure, ils se continuent avec l'oviducte (pl. X, fig. 14 b).

Recouverts extérieurement par une couche de tissu conjonctif, les vitellogènes sont formés par une membrane anhiste, tapissée intérieurement par une couche de cellules épithéliales, de forme polygonale, serrées les unes contre les autres, et renfermant un grand noyau à contour assez foncé et à nucléole fortement réfringent. Dans le *Mysis vulgaris*, les cellules mesurent en moyenne 0,013^{mm}; le noyau n'a pas moins de 0,009^{mm} de diamètre (pl. X, fig. 15 b et fig. 17). Les contours des cellules sont très-difficiles à recon-

naître, si on ne leur a pas fait subir quelques préparations préalables; dans les conditions ordinaires, on ne peut distinguer que leurs noyaux. Mais si on les traite d'abord par une solution ammoniacale de carmin, pour les laver ensuite et les traiter enfin par l'acide acétique dilué, on reconnaît parfaitement les contours de ces cellules.

Dès que les germes sont arrivés dans le vitellogène, leur protoplasme commence à se charger d'éléments vitellins, et bientôt les œufs atteignent leur volume définitif. A cause de la pression qu'ils se font subir mutuellement, ils ont souvent une forme polygonale ou discoïde; le nucléole apparaît avec une grande netteté au centre des vésicules germinatives.

Les œufs sont dépourvus d'une membrane, tant qu'ils n'ont pas atteint dans le vitellogène un volume voisin de leur volume normal; mais au moment de pénétrer dans la poche incubatrice, ils sont entourés d'une membrane, qui est très-probablement sécrétée par les cellules tapissant les parois des vitellogènes.

Développement. — Les travaux sur l'embryogénie des Mysis sont presque aussi nombreux que ceux qui sont relatifs à leur anatomie. Thompson, Rathke, Frey et Leuckart, Van Beneden, Huxley et Claparède s'en sont tour à tour occupés. Mais aucun de ces naturalistes n'a porté son attention sur l'étude des tout premiers phénomènes embryonnaires et ne s'est inquiété de la question de savoir comment se forment les premières cellules de l'embryon. L'œuf le plus jeune que j'aie eu sous les yeux présentait à l'un de ses pôles deux grandes cellules protoplasmiques, qui étaient tout à fait isolées et accolées l'une à l'autre par une face plane. Leur protoplasme tenait en suspension un certain nombre d'éléments réfringents nutritifs, et il était possible de découvrir dans ces cellules un noyau clair et transparent. Je n'ai pu réussir à voir le développement se continuer sur le porte-objet du microscope, mais j'ai trouvé des œufs à différentes phases de leur développement qui présentaient une zone cellulaire de plus en plus étendue. Ces cellules avaient toujours la même constitution: elles étaient formées d'un corps protoplasmique, pourvues d'un noyau bien apparent, et tenaient en suspension des éléments réfringents de moins en moins nombreux, au fur et à mesure que

les cellules présentaient des dimensions moins considérables. La zone cellulaire s'étend de plus en plus et finit par envelopper *de toutes parts* les éléments nutritifs du vitellus. Il résulte de ces observations que le blastoderme se forme chez les *Mysis* à la suite d'un fractionnement partiel du vitellus, qu'il s'étend sur toute la surface de la masse nutritive, avant de former l'épaississement cellulaire ventral de l'embryon, et avant l'apparition de ses premiers appendices.

Chez les *Crangons*, il se produit un fractionnement total du vitellus, comme chez les *Gammarus locusta*, et les cellules du blastoderme résultent de ce que, dans chacun des segments, il s'opère une séparation complète entre les éléments protoplasmiques et les éléments nutritifs du vitellus.

En résumé donc, chez tous les crustacés, les germes se forment dans une partie spéciale de l'appareil sexuel. Ils se développent aux dépens d'un protoplasme commun à noyaux qui se divise peu à peu en cellules distinctes.

Les germes, cellules protoplasmiques sans membrane, se chargent d'éléments vitellins dans un organe particulier qui mérite le nom de vitellogène, et c'est toujours à l'intérieur du protoplasme de l'œuf que s'élaborent les éléments nutritifs du vitellus.

La constitution de l'œuf est partout la même : une vésicule germinative, pourvue d'un ou de plusieurs nucléoles, est entourée du vitellus. Dans le vitellus il faut distinguer deux parties différentes par leur origine et leur signification : le protoplasme qui fait partie intégrante de la cellule-œuf, et les éléments vitellins tenus en suspension dans ce protoplasme. Les œufs sont généralement entourés d'une membrane unique qui est un vrai chorion.

Le développement se fait tantôt avec fractionnement total du vitellus (*Gammarus locusta*, *Chondracanthes*, *Copépodes*, *Crangons*); quelquefois, comme chez les *Mysis*, les *Nebalia* et d'autres encore, à la suite d'un fractionnement partiel; d'autres fois, sans fractionnement. Dans ce dernier cas, il peut s'accomplir suivant deux procédés différents, dont l'un est réalisé chez les *Ligia*, les *Oniscus*, les *Anchorella*, les *Caligus*, les *Clavella*, etc.; l'autre, chez les *Gammarus pulex*, les *Astacus fluviatilis*, etc. C'est ce dernier procédé que la nature a suivi dans la formation du blastoderme chez les Arachnides.

Mais quelque considérables que soient apparemment les différences entre ces divers modes de développement, ils sont, au fond, parfaitement semblables et consistent toujours essentiellement dans la multiplication par division de la cellule-œuf et dans la séparation qui s'accomplit progressivement, mais avec plus ou moins de rapidité, entre les deux principes constitutifs du vitellus. Tantôt les éléments nutritifs restent en suspension dans le protoplasme pendant que la cellule-œuf se multiplie (fractionnement total); tantôt une partie seulement de ces éléments reste unie au protoplasme (fractionnement partiel); d'autres fois, enfin, la séparation complète entre les deux principes constitutifs du vitellus est le premier phénomène qui s'accomplit dans l'œuf fécondé.

MAMMIFÈRES.

Pendant bien longtemps la fonction de génération chez les mammifères fut considérée comme un mystère impénétrable; le rôle des ovaires dans la procréation était à peine soupçonné; aussi Harvey ¹ écrivait-il, en 1651, que la femelle, comme le mâle, donne naissance à un liquide séminal. Ce liquide, sécrété par les parois de la matrice, donnerait naissance à l'œuf des mammifères. Quelques années plus tard, Sténon ², se basant sur l'anatomie comparée, assimila les ovaires de la femme, qu'on désignait généralement à cette époque sous le nom de testicules femelles, à l'ovaire des oiseaux.

Mais rien, si ce n'est l'analogie des rapports, ne pouvait servir d'appui aux vues théoriques de Sténon, et ce ne fut qu'après que Régnier de Graaf ³ eut montré le développement, à l'intérieur des ovaires, de petites vésicules qu'il prit pour des œufs, que le rôle des prétendus testicules femelles fut définitive-

¹ Harvey, *Exercitationes de generatione animalium*, 1651. (Opera omnia, p. 495.)

² Sténon, *Elementorum myologiæ specimen*, 1667, p. 117. *Observat. anatomicæ spectantes ova viviparorum obs.* 88. (Actes de Copenhague.)

³ Régnier de Graaf, *De mulierum organis generationi inservientibus tractatus novus*, 1672.

ment établi. De Graaf défendit donc cette idée, que l'œuf de la femme et des autres mammifères ne prend pas naissance dans l'utérus, comme Harvey l'avait écrit vers le milieu du XVII^e siècle, mais qu'il se forme dans des glandes spéciales qui sont de vrais ovaires.

Mais bien des choses s'opposaient à ce que l'on considérât les vésicules, que de Graaf venait de découvrir dans les ovaires, comme de véritables œufs; on était encore dans le doute, lorsque l'illustre fondateur de l'embryogénie, C.-E. von Baër ¹, apparut sur la scène et montra l'existence de l'œuf des mammifères, à l'intérieur des follicules que de Graaf avait découverts, et qui portent encore son nom. Il montra qu'après la déhiscence des follicules, l'œuf sorti du réceptacle est recueilli par l'entonnoir et traverse l'oviducte.

Von Baër reconnut que les follicules de de Graaf sont formés d'une membrane sans structure tapissée d'une couche de substance moins claire, qui, à cause de son aspect, reçut de lui, et porte encore aujourd'hui, le nom de *membrane granuleuse*.

M. Schwann ² reconnut plus tard que cette couche granuleuse est formée de cellules, qui présentent tous les caractères de vraies cellules épithéliales.

La couche granuleuse présente en un point un épaissement considérable qui reçut le nom de *disque prolifère*. C'est dans cet épaissement circulaire que l'œuf se trouve logé, tandis que tout le reste de la capsule est rempli d'un liquide incolore dont la masse augmente en même temps que les dimensions des follicules.

Constitution de l'œuf. — L'œuf se constitue d'une membrane épaisse, transparente, désignée par von Baër sous le nom de *zona pellucida*, et que beaucoup d'embryogénistes ont considérée comme étant l'analogue de la membrane vitelline. Dans ses leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux, M. Milne Edwards ³ la considère comme telle. C'est, du reste,

¹ C.-E. von Baër, *Epistola de cœvi mammalium et hominis genesi*, 1827.

² Schwann, *Mikroskopische Untersuchungen über die Uebereinstimmung in der Structur und dem Wachsthum der Thiere und Pflanzen*. Berlin, 1859, p. 46.

³ Milne Edwards, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux*, vol. IX, 4^{re} partie, p. 102.

l'opinion qui a été défendue par un grand nombre d'embryogénistes très-autorisés.

Mais M. Reichert ¹ a signalé l'existence, sous la *zone pellucide*, d'une membrane mince, complètement indépendante de celle-ci, et s'appliquant immédiatement sur le vitellus; le célèbre histologiste la considère comme représentant véritablement la membrane vitelline de l'œuf des oiseaux. L'opinion de M. Reichert a été presque unanimement combattue; néanmoins M. Pflüger a défendu l'opinion qu'il existe dès le début, autour de l'œuf, une membrane vitelline, et que dans l'œuf arrivé à maturité, cette membrane existe encore, immédiatement appliquée sur le vitellus, sous la zone pellucide.

Je ne puis partager l'avis de M. Pflüger, quand il dit que cette membrane existe autour du jeune œuf encore contenu dans un tube ovarien; mais son existence sous la zone pellucide, dans l'œuf arrivé à maturité, ne peut être révoquée en doute. On peut facilement en démontrer la présence dans un œuf fécondé, au moment où s'accomplissent les premières phases du fractionnement. Si l'on a sur le porte-objet du microscope un œuf renfermant deux, quatre, huit ou un plus grand nombre de sphères de segmentation, et qu'on traite cet œuf par l'acide acétique, on peut sans difficulté déchirer la zone pellucide. Après que cette membrane a été enlevée, les globes vitellins se montrent encore réunis par une membrane commune, extrêmement mince et délicate. C'est grâce à cette membrane, que les sphères de segmentation conservent encore les unes vis-à-vis des autres la même position relative, après l'enlèvement de la zone pellucide, et, comme je le montrerai plus loin, c'est sous elle que s'accumulent les spermatozoïdes. Si l'on vient à déchirer cette seconde membrane, les différents globes se séparent les uns des autres, et on les voit alors nager isolément dans le liquide qui les baigne. Il existe donc une membrane vitelline, distincte de la zone pellucide, appliquée immédiatement sur le vitellus ².

¹ Reichert, *Ueber Furchung Process der Batrachier Eies*. MULLER'S ARCHIV., 1841, p. 525.

² Depuis la présentation de mon travail, j'ai eu l'occasion, pendant un séjour sur les côtes de Bretagne, d'observer la formation de cette membrane vitelline aux dépens de la couche externe du vitellus chez le *Delphinus delphis*. Elle se développe autour de l'œuf contenu dans un follicule distinct, postérieurement à la formation des premiers rudiments de la zone pellucide. La membrane vitelline présente chez ce cétacé une épaisseur assez considérable.

Il est dès lors incontestable que la zone pellucide n'est pas une membrane vitelline ; son mode de formation démontre, du reste, qu'elle est l'analogue du chorion de l'œuf des animaux inférieurs, et des insectes en particulier.

Le mode de formation du chorion des insectes et les caractères de cette membrane ont été étudiés avec le plus grand soin par M. Leydig ¹, et ses observations sont consignées dans un récent travail qu'il vient de publier sur l'ovaire de ces animaux. Il a fait voir que cette membrane se forme de la même manière que la cuticule qui recouvre le corps de ces articulés, et qu'elle présente absolument la même structure. De même que la cuticule se forme aux dépens des cellules de l'épiderme, de même le chorion des œufs est produit par les cellules épithéliales du tube ovarien ; et, comme les productions cuticulaires en général, le chorion est traversé par une infinité de canalicules dirigés perpendiculairement aux surfaces de la membrane ; ils justifient parfaitement le nom de *pores tubulaires* (Porenkanälen) qui leur a été donné.

Quand on compare la zone pellucide au chorion des insectes, caractérisé comme je viens de le dire, on trouve entre ces formations de grandes analogies. Le disque proligère est formé de cellules qui représentent évidemment l'épithélium du tube ovarien des insectes, et il est probable que ces cellules remplissent chez les mammifères la même fonction que chez ces articulés. D'un autre côté, M. Remak a observé, depuis longtemps, que la zone pellucide de l'œuf du lapin présente, à une certaine époque de son développement, des stries dirigées dans le sens du rayon de l'œuf, et récemment M. Quinke ² a reconnu l'existence de ces stries dans l'œuf de la vache. Il les compare à des *pores tubulaires* (Porenkanälchen).

M. Pflüger ³ a observé, et j'ai vu moi-même avec la plus grande netteté, sur un œuf de vache, que les cellules du disque proligère envoient à l'intérieur de ces canalicules de vrais prolongements et qu'elles adhèrent intimement à cette membrane. La zone pellucide a donc tous les caractères d'une production cuticulaire et elle montre la même structure que le chorion des insectes.

¹ Fr. Leydig, *Der Eierstock und die Samentasche der Insecten*. Dresden, 1866.

² Quinke, *Notizen über die Eierstöcke der Säugethiere*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL. Bd. 12, p. 482.

³ Pflüger, *Ueber die Eierstöcke der Säugethiere und des Menschen*, p. 81.

J'ajouterai encore que l'on voit toujours le contour externe de la zone pellucide irrégulier et indécis pendant toute la durée de sa formation, tandis que l'interne est toujours net et tranché, ce qui semble prouver que la zone se développe de l'intérieur vers l'extérieur, et non de l'extérieur vers l'intérieur.

Tout porte donc à croire que la zone pellucide est un vrai chorion, c'est-à-dire une membrane sécrétée par les cellules du disque prolifère.

Micropyle. — Depuis longtemps on a soupçonné que l'œuf des mammifères est pourvu d'un micropyle. Barry, en 1840 ¹, crut observer, dans la membrane transparente de l'œuf du lapin, un orifice par où pénétrait un corps analogue à un spermatozoïde.

M. Pflüger, dans son récent travail sur l'ovaire des mammifères, donne des raisons très-sérieuses en faveur de cette opinion. Plusieurs fois il a observé dans la zone pellucide de l'œuf du chat, un canal dans lequel se trouvait engagée une cellule, ou plus souvent un prolongement cellulaire, reliant à la manière d'une commissure deux cellules qu'il appelle jumelles (*Zwillingszellen*), dont l'une se trouve à l'intérieur de l'œuf, l'autre à l'extérieur. Je n'ai jamais observé rien de semblable; mais j'ai vu une fois, dans la zone pellucide de l'œuf d'une vache, un petit canal en forme d'entonnoir traverser de part en part le chorion. Sous l'influence de la pression, bien légère cependant, exercée sur l'œuf par la lame à recouvrir, j'ai vu les granules vitellins s'échapper par cet orifice; et ce qu'il y a d'essentiel à remarquer, c'est que ce canal présentait une telle ténuité, que les granules, tous de petite dimension, ne parvenaient à le traverser qu'un à un, à la file les uns des autres. Je ne crois pas qu'il soit possible d'admettre que cet orifice était dû à une déchirure produite par la compression; je ne sais comment la compression pourrait déterminer la formation d'un *canalicule d'une telle ténuité*. Si la pression que subit une vésicule est trop forte, sa membrane se déchire brusquement, et il se produit une fente large qui permet au liquide de l'intérieur de s'écouler rapidement; mais comment la pression pourrait-elle produire une

¹ *Researches on Embryology, third series.* PHILOS. TRANSAC., 1840, p. 535, fig. 165 et 167.

déchirure ayant la forme d'un canalicule aussi étroit? Il me semble très-probable que cet orifice était un vrai micropyle.

J'avoue cependant n'avoir vu qu'une seule fois ce micropyle; mais on conçoit fort bien la difficulté de faire cette observation. Il n'est possible de distinguer le micropyle que dans le cas où celui-ci se trouve sur la coupe virtuelle de la zone pellucide, que l'on voit comme un anneau transparent entourer le vitellus. Or, comme à raison de sa forme sphérique l'œuf peut présenter sur le porte-objet du microscope une infinité de positions, il est très-rare que le micropyle se trouve dans des conditions favorables pour être aperçu.

En résumé donc : 1° il existe dans l'œuf des mammifères une membrane mince et transparente, immédiatement appliquée sur le vitellus; elle se forme aux dépens de la couche externe du protoplasme de l'œuf et elle mérite, par conséquent, le nom de *membrane vitelline*. On peut parfaitement démontrer son existence en traitant l'œuf par l'acide acétique, quand le vitellus, peu de temps après la fécondation, commence à subir le phénomène du fractionnement;

2° La zone pellucide est très-probablement un produit de sécrétion des cellules du disque proligère; elle présente souvent des pores à canalicules et paraît mériter, par conséquent, aussi bien que chez les insectes, le nom de chorion;

3° Il existe très-probablement dans cette zone un micropyle, petit canal en forme d'entonnoir, destiné à permettre l'entrée des spermatozoïdes, qui, à raison de sa grande épaisseur, traverseraient difficilement la *zone pellucide*. Avant la fécondation, la cavité de l'œuf, circonscrite par la zone pellucide contre la face inférieure de laquelle s'applique la membrane vitelline, est complètement remplie de la substance vitelline.

Vitellus. — Le vitellus est formé d'un liquide visqueux, transparent et finement granuleux, tenant en suspension des granules de dimensions assez variables, et de petites gouttelettes d'une substance très-réfringente. Je crois qu'il y a lieu de distinguer dans le vitellus des mammifères, comme dans celui des autres animaux, deux éléments distincts : un protoplasma fonda-

mental, clair, visqueux et contractile, et des éléments nutritifs en suspension dans le protoplasme. Quelquefois le vitellus est moins chargé d'éléments nutritifs autour de la vésicule germinative. Je montrerai plus loin, en exposant le mode de formation de l'œuf, comment le vitellus atteint peu à peu les caractères qu'il présente dans l'œuf mûr.

Vésicule germinative. — Il est remarquable que von Baër, qui a si bien décrit la composition du follicule de de Graaf et celle de l'œuf, n'ait pas remarqué qu'il existe toujours dans le vitellus une vésicule transparente tout à fait semblable à celle que Purkinje ¹ avait découverte peu de temps auparavant dans l'œuf des oiseaux. L'honneur de cette découverte était réservé à M. Coste ², à qui revient une si large part dans les rapides progrès que fit l'embryogénie des mammifères et des oiseaux, après que M. von Baër eut ouvert à la science cette voie nouvelle par ses magnifiques recherches sur le développement des animaux supérieurs, recherches qui resteront un des plus beaux monuments élevés par la science moderne.

Peu de temps après que M. Coste eut signalé la présence de la vésicule germinative dans l'œuf des mammifères, MM. Wharton Jones ³, Bernhardt et Valentin ⁴ publièrent leurs recherches ovologiques qui vinrent confirmer complètement la découverte de M. Coste. M. von Baër ⁵, de son côté, reconnut, peu de temps après, la présence de la vésicule germinative dans l'œuf d'un grand nombre d'animaux inférieurs.

La vésicule germinative est toujours sphérique, d'une transparence parfaite, et, en général, elle occupe dans l'œuf mûr une position excentrique; souvent même elle est située assez près de la paroi. Au contact de la vésicule germinative, le vitellus est ordinairement transparent et très-peu chargé d'éléments nutritifs granuleux.

¹ Purkinje, *Symbolæ ad ovi historiam ante incubationem*. Leipzig, 1825.

² Coste, *Recherches sur la génération des mammifères*, 1834, p. 29.

³ Wharton Jones, *On the ova of man and mammiferous Brutes as they exist in the ovaries before impregnation and on the discovery in them of a vesicle*. LONDON MEDICAL GAZETTE, 1858, p. 680.

⁴ Bernhardt et Valentin, *Symbolæ ad ovi mammalium historiam ante prægnationem*, 1854.

⁵ Von Baër, *Lettre sur la formation de l'œuf*.

Tache germinative. — En 1835, M. Wagner ¹ étudia avec soin le contenu de la vésicule germinative; il observa que le liquide transparent qui la remplit tient constamment en suspension un petit corpuscule très-réfringent, apparaissant sous forme d'une tache; on la désigne quelquefois sous le nom de tache germinative; plus souvent on l'appelle tache ou corpuscule de Wagner. Ce corpuscule existe chez tous les mammifères et présente toujours une forme arrondie; il paraît être solide, formé d'une substance très-réfringente et occupe rarement le centre de la vésicule germinative.

L'œuf des mammifères présente, dans les différents ordres, une uniformité remarquable. Les mêmes parties entrent dans sa composition et elles présentent chez tous les mêmes caractères. Aussi serait-il impossible de dire à quel ordre appartient le mammifère dont on a l'œuf sous les yeux.

J'ai pu m'assurer de l'exactitude de cette assertion par l'étude de l'œuf dans la plupart des ordres; les seules différences qui se présentent se rapportent à la taille et à la forme.

L'œuf humain a un diamètre comparativement assez considérable: il atteint 0,23^{mm}. Les œufs du porc, du chien, du chat et du lapin sont plus petits, ils ne mesurent pas plus de 0,15^{mm} à 0,17^{mm}. Celui des petits rongeurs, tels que le rat, la souris, atteint à peine 0,11^{mm}. Celui des Chéiroptères est plus petit encore; il peut avoir, dans le *Vespertilio murinus*, 0,09^{mm}.

L'œuf des mammifères est donc toujours tellement petit, que c'est à peine si on peut l'apercevoir à l'œil nu; il faut néanmoins faire une exception pour les Monotrèmes dont l'œuf mûr, d'après M. Owen ², n'aurait pas moins de 4 à 5^{mm} de diamètre.

La forme des œufs est presque toujours parfaitement sphérique; on ne connaît guère jusqu'ici d'œufs de mammifères qui fassent exception. Je dois signaler néanmoins que chez les cétacés les œufs ont une forme régulièrement ovale: c'est au moins le cas pour les œufs du *Phocæna communis* et du *Lagenorhynchus albirostris*, qui sont les seuls cétacés dont j'aie eu les

¹ Wagner, *Einige Bemerkungen und Fragen über das Keimbläschen*. MULLER'S ARCHIV., 1835, p. 575, pl. VIII.

² R. Owen, *Todd's cyclop. of anat. and Physiol. art.* MONOTREMATA, V, III, p. 565.

ovaires à ma disposition. Ces ovaires avaient été conservés dans l'esprit-de-vin; mais je ne pense pas que sous l'influence de l'alcool, des œufs sphériques puissent prendre une forme ellipsoïdale; jamais je n'ai trouvé, dans les autres groupes de mammifères, la forme des œufs modifiée par l'alcool ¹.

Les œufs présentent aussi quelques variations quant aux dimensions relatives des diverses parties qui les constituent : la zone pellucide, par exemple, atteint chez les Chéiroptères une épaisseur plus grande que partout ailleurs; le vitellus présente une opacité plus ou moins grande, variant avec la quantité d'éléments réfringents en suspension dans le protoplasme; la vésicule germinative et le corpuscule de Wagner m'ont semblé présenter aussi, chez les Chéiroptères, des dimensions exceptionnelles.

Formation des follicules de de Graaf. — Von Baër, Coste, R. Wagner et d'autres embryogénistes ont fait connaître la composition de l'œuf des mammifères. Grâce aux belles recherches de von Baër et de Schwann, la constitution des follicules est définitivement établie, et il est reconnu que l'ovaire se constitue essentiellement de deux parties : d'un stroma, formé en grande partie de tissu conjonctif, de vaisseaux et de nerfs, et de follicules à tous les degrés de développement.

Pendant un certain temps on a confondu avec le stroma, les follicules de petite dimension; ce fut Barry ² qui attira le premier l'attention sur l'abondance et l'extrême petitesse des follicules rudimentaires; il fit le calcul que, sous le volume d'un pouce cube, la substance de l'ovaire de la vache en renferme à peu près deux cents millions. La question de savoir comment se forment ces follicules, et sous quelle forme apparaît l'œuf, se présentait tout naturellement; mais le problème était difficile à résoudre. Dès 1835 Valentin fit une découverte importante : il constata, dans l'ovaire du fœtus de plusieurs mammifères, des tubes qu'il compara aux canalicules spermatiques, et il émit l'opinion, pleine de hardiesse, que les follicules se forment à l'intérieur de

¹ Le *Delphinus delphis*, dont j'ai pu étudier les œufs à l'état frais, depuis la présentation de ce Mémoire, m'a complètement confirmé dans cette opinion.

² Barry, *Researches in Embryology*. PHILOSOPH. TRANSACT., 1838, p. 501.

ces tubes. Mais son travail fut publié sans figures à l'appui, et son opinion ne trouva que des incrédules.

Depuis lors le problème reçut des solutions bien différentes, et ce n'est que dans ces derniers temps, grâce aux magnifiques travaux de MM. Pflüger, His et de quelques autres micrographes, qu'il fut définitivement résolu.

Bisschoff ¹, Barry ² et Steinlin ³ représentent les follicules comme étant primitivement formés d'un amas de petites cellules, toutes semblables, réunies au milieu du tissu fondamental de l'ovaire. Plus tard seulement, une tunique propre, membrane sans structure, se forme autour du jeune follicule, et la vésicule germinative apparaît au centre.

Spiegelberg ⁴ soutint, en 1860, que le follicule tout entier n'est qu'une cellule agrandie et que la membrane cellulaire devient la tunique propre du follicule. Mais je crois inutile de m'arrêter plus longtemps sur cette opinion, qui a été plus tard abandonnée par l'auteur lui-même.

En 1835, Valentin ⁵ avait émis une opinion bien différente. La substance primordiale de l'ovaire donnerait naissance à des tubes comparables aux canaux séminifères du testicule, et les follicules prendraient naissance à l'intérieur de ces tubes pour devenir libres plus tard au milieu du stroma de l'ovaire. C'est chez les jeunes embryons de porc et de vache que Valentin avait fait ces observations, qui furent combattues par tous les ovologistes; et c'est à peine si, dans son article *Zeugung*, publié dans la Physiologie de R. Wagner, Leuckart fait mention de l'observation mentionnée par Valentin. Il n'en est pas moins vrai que Valentin était bien près de la vérité, et il est étonnant de voir que son opinion fut combattue avec une telle unanimité.

Dix-huit ans après que Valentin eut publié le résultat de ses recherches,

¹ Bisschoff, dans différents mémoires embryogéniques.

² Barry, *Researches in Embryology, First series*, 1858. PHILOS. TRANSACT.

³ Steinlin, *Ueber die Entwicklung der Graaf'schen Follikel und Eier der Säugethiere*. MITTHEIL. DER ZÜRSCHER NATURFORSCH. GESELSCH., 1846, t. I, p. 201.

⁴ Spiegelberg, *Die Entwicklung der Eierstocksfollikel und der Eier der Säugethiere*. NACHRICHT VON DIE SOC. DER WISS. ZU GÖTTINGEN, 1860, p. 201.

⁵ Valentin, *Müllers' Archiv.*, 1858, p. 526.

Billroth ¹, dans un travail sur le tissu glandulaire chez le fœtus, reconnu, non-seulement l'existence dans l'ovaire de tubes parfaitement caractérisés, mais il exposa même, en quelques mots, le mode de formation des follicules de de Graaf par division des tubes primitifs. Il a publié ces faits dans un travail où il n'était pas spécialement question de l'ovaire, et c'est ce qui explique comment ses observations sont restées complètement ignorées des histologistes jusqu'au moment où parut le magnifique travail de M. Pflüger ².

Avant de publier son grand mémoire, M. Pflüger avait déjà communiqué, dans plusieurs notices, les principaux résultats de ses recherches ³.

M. Pflüger établit, par un grand nombre d'observations, faites, tantôt sur des coupes fraîches, plus souvent sur des coupes faites dans des ovaires traités par différents réactifs chimiques, que l'ovaire est primitivement une glande tubuleuse, comparable au testicule, même pour sa structure.

Les tubes sont formés par une membrane anhiste, et c'est à leur intérieur que se forment les œufs et les cellules épithéliales, qui doivent donner naissance plus tard à la couche granuleuse des follicules de de Graaf.

Comme M. Pflüger l'a le premier démontré, l'œuf se forme dans la partie la plus jeune du tube, qui se trouve à la périphérie de l'ovaire. Dans cette région, le tube ne renferme que des noyaux cellulaires, séparés les uns des autres par de la substance protoplasmique. Si l'on suit un tube ovarien, en partant de la périphérie de l'ovaire, on le voit devenir de plus en plus semblable aux canaux qui constituent les glandes tubuleuses proprement dites; la paroi du tube formée d'une membrane anhiste et d'une couche de cellules épithéliales circonscrit un canal central, occupé, soit par les cellules-mères des œufs, soit par des œufs nés d'une cellule-mère et réunis de façon à former une véritable chaîne.

Le savant professeur de l'université de Bonn démontre par de nombreuses observations, et par toute sa théorie de la formation de l'œuf et des follicules

¹ Billroth, *Ueber fötales Drüsengewebe in Schilddrüsengeschwülsten*. MULLER'S ARCHIV., 1856, p. 144.

² *Ueber die Eierstöcke der Säugethiere*. Leipzig, 1863.

³ Elles furent publiées successivement dans le Journal hebdomadaire d'anatomie et de physiologie : *Allg. med. Centralzeitung*.

de de Graaf, que les œufs se forment à l'intérieur des tubes avant leur réduction en follicules, et que la couche granuleuse ne provient pas de l'œuf qui engendrerait ces cellules, mais qu'elle vient de l'extérieur s'appliquer sur l'œuf. C'est l'épithélion des tubes ovariens qui fournit les cellules de la membrane granuleuse.

Mais cette structure tubuleuse de l'ovaire est un état transitoire. A un moment donné de l'évolution de cet organe, les tubes ovariens se divisent en parties distinctes renfermant chacune un ou plusieurs œufs. Dans ce dernier cas, ces portions se divisent ultérieurement comme le tube primitif lui-même, et le tube ovarien se réduit enfin en un grand nombre de follicules, tous constitués par une membrane anhiste tapissée d'une couche de cellules épithéliales; ils renferment dans leur partie centrale un œuf constitué de toutes ses parties essentielles.

Il résulte donc des belles recherches de M. Pflüger : 1° Que les follicules ne sont que des portions des tubes ovariens primitifs, qui font de l'ovaire une véritable glande tubuleuse; la membrane anhiste ou tunique propre, qui limite en dehors les follicules, est une partie de la *tunica propria* du tube ovarien primitif; la membrane granuleuse est formée de cellules résultant de la multiplication des cellules épithéliales du tube ovarien; 2° le follicule ne produit pas l'œuf; l'œuf se forme avant le follicule; il prend naissance dans le tube ovarien. D'un autre côté, la couche granuleuse n'est pas engendrée par l'œuf, mais elle dérive des cellules épithéliales des tubes ovariens.

Tels ne sont pas les seuls résultats des beaux travaux de M. Pflüger : j'exposerai plus loin ce qui est relatif à la formation de l'œuf.

Ces résultats, si satisfaisants à tous points de vue, furent néanmoins révoqués en doute : Schrön¹, Grohé², Kölliker et d'autres micrographes ne purent d'abord se convaincre de l'exactitude des observations de l'habile physiologiste de Bonn. Néanmoins, après que M. Pflüger eut indiqué les méthodes qu'il avait suivies dans ses recherches, la vérité de ses résultats fut reconnue par la plupart des physiologistes.

¹ Otto Schrön, *Beitrag zur Kenntniss der Anatomie und Physiologie der Eierstöcke der Säugethiere*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., Bd. XII.

² Grohé, *Virchow's Archiv*. Bd. XXVI.

Toutefois, quelques naturalistes doutent toujours de ces résultats. Je citerai MM. Bisschoff et Milne Edwards. Dans ses leçons de physiologie, le célèbre professeur du Muséum déclare « que les observations de M. Pflüger n'ont » pas été confirmées par la majorité des physiologistes, et que la plupart de » ceux-ci considèrent les follicules de de Graaf comme étant primitivement » formés par une *agglomération de cellules blastémiques qui se creusent d'une » cavité, où s'amasse un liquide et où se développe l'ovule* ¹. »

Depuis que M. Pflüger a publié ses belles recherches, quelques observations nouvelles ont été faites par M. Spiegelberg qui, abandonnant sa première opinion sur la formation des follicules, annonce dans un petit article (*Archives de Virchow*, 1864), la découverte des tubes glandulaires dans l'ovaire humain, et de leur division en follicules.

Dès 1862 M. Quincke ² avait reconnu chez plusieurs ruminants les tubes ovariens dont M. Pflüger avait signalé l'existence dans l'ovaire, dès sa première communication ³. Peu de temps après, ces observations reçurent une nouvelle conformation dans les travaux de M. His ⁴, qui ajouta aux faits connus sur le développement de l'ovaire, quelques données nouvelles d'une haute importance. Il porta spécialement son attention sur le mode de développement de l'ovaire dans son ensemble, et fit voir que, dès le début, il faut distinguer dans cet organe deux couches bien différentes : l'une, *externe, dépendant du feuillet corné ou séreux (Hornblatt) et qui sert à la formation du contenu des follicules; l'autre, dépendant de la couche intermédiaire, d'où dérivent le stroma et les divers organes qui le constituent.*

En même temps que le tissu cellulaire, qui doit donner naissance aux follicules, se développe à la périphérie de l'ovaire, le stroma déjà pourvu de vaisseaux s'avance lentement de l'intérieur vers l'extérieur, en divisant la masse cellulaire périphérique en colonnes; bientôt ces colonnes donnent

¹ *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux*, t. IX, p. 104.

² Quincke, *Notizen über die Eierstöcke der Säugethiere*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL. Bd. 12, p. 485.

³ *Allg. med. Centralzeitung. Untersuchungen zur Anatomie und Physiologie der Säugethiere*. Mai 1861.

⁴ W. His, *Beobachtungen über den Bau des Säugethier-Eierstockes*. ARCHIV FÜR ANAT., von Max Schultze, 1 Bd., p. 150.

naissance à des tubes en suspension dans le stroma et, plus tard, elles se diviseront pour former les follicules.

J'ai pu vérifier par moi-même les belles observations de Pflüger sur le mode de formation des follicules de de Graaf, chez le fœtus humain, le veau, le chien, et j'ai été assez heureux de pouvoir constater que chez les *Marsupiaux* et les *Édentés* l'ovaire présente, à son début, une structure tubuleuse comme chez les autres mammifères, et que les follicules se forment de la même manière que chez les ruminants et les carnassiers.

Le développement de l'ovaire se fait chez le fœtus humain plus vite peut-être que chez aucun animal; au moment de la naissance, il n'est plus guère possible de trouver les tubes : tous se sont déjà divisés en follicules. Il est étonnant de voir ce phénomène s'accomplir dans l'espèce humaine à une époque si éloignée de l'âge de la puberté. Le fœtus humain de six à sept mois se prête très-bien pour l'étude du mode de formation des follicules. Je n'ai pu me procurer d'ovaires de fœtus moins âgés. En faisant des coupes minces sur l'ovaire frais d'un fœtus de six mois environ, et en les étudiant au moyen du chromate acide de potasse, en solution de 1 p. 0/0, j'ai pu observer toutes les phases du développement des follicules aux dépens des tubes tapissés d'une couche continue de cellules épithéliales (*Follikelanlage de Pflüger*). J'ai pu observer sur ces coupes des séries de trois, de quatre et même d'un plus grand nombre de follicules, alignés à la file les uns des autres sans interposition de tissu conjonctif. Sur plusieurs de ces follicules on distinguait nettement, aux points de contact avec les follicules voisins, des sortes de lacunes laissées entre les cellules épithéliales, où s'engageaient des prolongements de la cellule-œuf : ce sont les restes des commissures qui reliaient entre eux les jeunes œufs, quand les différents follicules étaient encore réunis en un tube moniliforme (pl. XI, fig. 18, a). A côté de ces follicules complètement isolés se trouvaient des fragments de tubes, renfermant deux ou trois jeunes œufs, encore confondus par leur vitellus; des étranglements plus ou moins bien prononcés et des lames d'une substance réfringente dépendant de la membrane anhiste (*septa*) annonçaient la division qui devait bientôt les séparer en autant de follicules distincts (pl. XI, fig. 18). Il est inutile, je pense, de décrire plus en détail les caractères des jeunes follicules et ceux des cel-

lules épithéliales qui tapissent les tubes primitifs, mes observations étant parfaitement d'accord avec celles de M. Pflüger, qui a décrit avec tant de soin le mode de formation des follicules chez le veau et les caractères des divers éléments qui les constituent.

Au mois de mars dernier, j'ai eu l'occasion d'étudier un jeune kangourou, mort quelques jours après sa naissance, au jardin zoologique de Bruxelles; le hasard voulut que ce fût une femelle. Je l'ai reçu quelques heures après sa mort et je n'ai eu rien de plus pressé que d'enlever les ovaires, et d'en placer un dans une solution concentrée d'acide oxalique; il m'a admirablement servi, comme je l'exposerai plus loin, pour l'étude du mode de formation de l'œuf. J'ai utilisé l'autre pour en faire des coupes fraîches, sans aucune préparation préalable. Ces coupes, faites aussi minces que possible, au moyen d'un rasoir bien tranchant, et placées sur le porte-objet dans une solution de 0,5 à 1 p. ‰ de chromate acide de potasse, m'ont montré le mode de formation des follicules avec la plus grande netteté.

Comme le montrent les figures 13, 14, 15, 16 et 17 de la pl. XI, ce qui frappe au premier abord, c'est la grande dimension des cellules épithéliales. Elles renferment toujours un noyau de forme ovale, qui, à raison d'une réfringence assez considérable, apparaît plus sombre que le contenu clair et transparent de ces cellules. La plupart de ces noyaux paraissent dépourvus de nucléole. La tunique propre des follicules et des tubes se manifeste par un contour foncé, et il est incontestable que, dans certains cas, la division des tubes pour la formation des follicules résulte de la production de *septa* dépendant de cette tunique propre (pl. XI, fig. 13 et 17, s) qui présentent tous les caractères qui ont été si exactement décrits par M. Pflüger.

Il m'a été impossible de reconnaître, autour du protoplasme des œufs, l'existence d'une membrane vitelline distincte; toujours les cellules de la couche épithéliale, arrondies du côté interne proéminent à l'intérieur du follicule, et le protoplasme de l'œuf, qui présente constamment une forme étoilée, remplit complètement les angles rentrants formés par deux cellules voisines. J'ai fait des coupes aussi minces que possible, parallèlement à la surface de l'ovaire, et en les déchirant au moyen d'aiguilles fines, après les avoir placées sur le porte-objet dans de l'humour aqueuse ou une solution de chromate acide de

potasse (1 p. 0/0), j'ai trouvé un certain nombre d'œufs nageant librement dans le liquide. J'ai étudié ces œufs avec le plus grand soin; après les avoir isolés, je les ai comprimés lentement; mais jamais je n'ai vu une déchirure se produire; aussi, je suis convaincu que les œufs, contenus dans les tubes et dans les tout jeunes follicules, sont dépourvus de membrane.

Le protoplasme des jeunes œufs tient en suspension de fines granulations et dans quelques follicules on reconnaît de petits corps réfringents, dont le nombre est très-variable et dont la signification m'est restée complètement inconnue (fig. 14). La vésicule germinative présente toujours une forme parfaitement arrondie; elle est d'une transparence parfaite et renferme un corpuscule de Wagner, réfractant fortement la lumière et dont le volume est assez variable.

Dans un fœtus de Tatou, conservé dans l'alcool, je n'ai pu découvrir de tubes ovariens proprement dits; mais j'ai trouvé des séries de follicules juxtaposés, sans interposition de tissu conjonctif; ces follicules montraient à l'évidence leur dérivation de tubes divisés depuis peu de temps (pl. XI, fig. 25). La formation des follicules de de Graaf aux dépens des tubes ovariens primitifs se produit donc avec des caractères identiques dans les divers ordres de mammifères, et il est parfaitement établi que, sous le rapport de sa constitution et de son développement, l'ovaire humain ne diffère en rien de celui des autres mammifères.

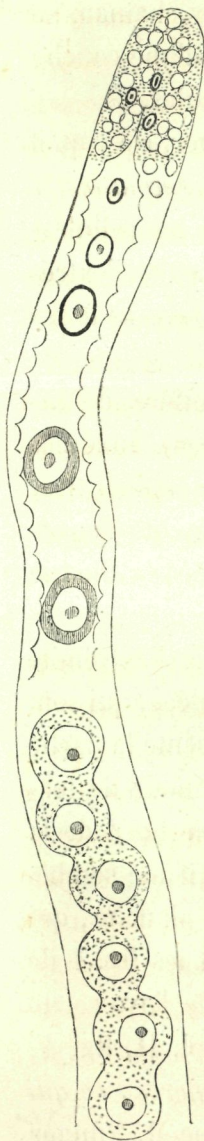
Formation de l'œuf. — Des hypothèses purement gratuites ont régné dans la science, relativement au mode d'oogenèse chez les mammifères; pour les uns l'œuf était à son début une cellule tout à fait semblable à celles de la couche granuleuse, qui, dans le cours de son développement, acquérait des dimensions considérables, en affectant des caractères tout particuliers. D'autres pensaient qu'il se développe d'abord au milieu d'un amas de cellules, formant les premiers rudiments du follicule, une vésicule germinative, autour de laquelle le vitellus n'apparaîtrait que secondairement; d'autres, enfin, ont cru le problème résolu, en disant qu'au centre d'une agglomération de cellules blastémiques se creuse une cavité, où s'amasse un liquide et où se développe l'ovule.

Jusqu'au moment où parut le magnifique travail de M. Pflüger, la question de l'oogenèse chez les mammifères était restée complètement inconnue.

L'habile physiologiste de Bonn a fait sur ce point si difficile des observations nombreuses, et voici comment on peut résumer les résultats généraux de ses recherches, qui ont porté surtout sur le veau et sur le chat.

M. Pflüger reconnaît dans l'histoire de l'oogenèse deux périodes bien distinctes :

Fig. 1.



Première période. — Elle s'accomplit dans cette portion des tubes ovariens qui avoisine immédiatement la surface de l'ovaire, à laquelle l'axe des tubes est généralement perpendiculaire. Cette partie a reçu le nom de *chambre germinative* (Keimfach). Dans la chambre germinative M. Pflüger distingue une portion terminale, où le tube est plein; et une partie, plus éloignée de son extrémité aveugle, où il est excavé et où ses parois sont formées d'une membrane anhiste tapissée d'une couche de cellules épithéliales peu distinctes. La partie terminale renferme un liquide protoplasmique, finement granuleux, tenant en suspension de petites vésicules, parmi lesquelles quelques-unes se distinguent par un contour très-foncé. Ce contour foncé est, en réalité, une mince couche de protoplasme, qui représente le corps de la cellule, et la vésicule transparente, circonscrite par cette couche, est un véritable noyau cellulaire. Quand la petite vésicule, qui est déjà une cellule complète, a atteint un certain volume, elle tombe dans la cavité dont le tube est creusé.

Le diamètre de la vésicule croît proportionnellement beaucoup plus que le corps de la cellule; mais bientôt la couche protoplasmique gagne en épaisseur; en même temps elle devient de plus en plus granuleuse et elle acquiert ainsi peu à peu les caractères du vitellus des jeunes œufs. On y reconnaît dès lors une cellule parfaitement caractérisée, nettement limitée et présentant peut-être une membrane distincte.

La cellule continue à s'accroître, et, arrivée près de l'extrémité inférieure de la chambre germinative, elle présente les caractères d'une grande cellule à membrane, qui est un œuf-mère (Urei).

Deuxième période de l'oogenèse. — Ces cellules-mères donnent naissance par une sorte de bourgeonnement, précédé de la division du noyau, à toute une chaîne d'œufs, incomplètement individualisés, et contenus dans la membrane-mère qui s'est fortement allongée, de façon à affecter les caractères d'un tube moniliforme. Les cellules épithéliales éparpillées sur les parois se développent; elles donnent naissance d'abord à un épithélion cylindroïde, qui se résout enfin en un épithélion pavimenteux simple. Plus tard, les divers chaînons se séparent complètement les uns des autres et s'entourent chacun d'une couche de cellules épithéliales pour donner naissance à autant de follicules.

Ce qu'il y a donc de fondamental dans la théorie de M. Pflüger, c'est qu'il distingue deux périodes dans l'oogenèse : 1° *dans la chambre germinative se forment des cellules isolées et parfaitement limitées*, qui sont les cellules-mères des œufs; 2° *dans une partie du tube, quelque peu éloignée de l'extrémité périphérique, ces cellules donnent naissance par bourgeonnement à des chaînes d'œufs* (Eikette).

Les observations que j'ai eu l'occasion de faire sur des mammifères de différents ordres m'ont conduit à des résultats tout différents de ceux auxquels M. Pflüger est arrivé. Mais, avant d'exposer mes observations et d'en tirer les conclusions naturelles relativement à la solution du problème de l'oogenèse, je crois utile de dire en quelques mots sur quoi est basée la théorie de M. Pflüger et comment il l'a appuyée.

1° Le point fondamental de toute sa théorie, c'est que dans l'extrémité aveugle du tube sexuel se forment des cellules complètement isolées, qui sont les cellules-mères des œufs. Parmi toutes les figures où il a représenté la partie terminale du tube sexuel, je n'en trouve qu'une qui montre le mode de formation des cellules-mères, tel que M. Pflüger l'a exposé : c'est la fig. 4 de la pl. II, où il représente un tube ovarien d'un jeune veau. Mais il me semble que cette figure est bien peu d'accord avec la fig. 5 de la même planche, qui représente aussi la chambre germinative du même animal, et les fig. 1 de la pl. III et 2 de la pl. IV, qui représentent le même organe de l'ovaire du chat. Ce désaccord résulte : 1° de ce que dans le tube figuré pl. II, fig. 4, *on reconnaît un canal central où nagent quelques jeunes œufs-mères, ce qui ne se voit pas dans tous les autres*; 2° de ce que les vésicules que M. Pflüger

considère comme de jeunes cellules-mères (fig. 4, *d, e, f*, pl. II) ont des caractères tout différents de ceux qu'il considère comme ayant la même signification dans les fig. 3 de la pl. II, fig. 1 de la pl. III et fig. 2 de la pl. IV. Dans la fig. 4, pl. II, ces noyaux sont nettement limités, dès le début, *par un contour très-foncé* qui, d'après l'auteur, représente en réalité une couche protoplasmique bien distincte, un corps de cellule, tandis que dans toutes les autres figures, ces noyaux ont des *contours extrêmement pâles*, et paraissent être en suspension dans une masse protoplasmique commune. Je ne puis me défendre de cette idée qu'il y a eu de la part de M. Pflüger une erreur dans l'interprétation des parties qui ont été figurées (pl. II, fig. 4). Les noyaux foncés, qu'il y a considérés comme étant de jeunes œufs-mères (pl. II, fig. 4, *d, e, f*), ne sont-ils pas, au contraire, des noyaux de cellules épithéliales?

Peut-être trouvera-t-on qu'il est peu rationnel de considérer comme cellules épithéliales quelques rares cellules éparpillées çà et là à la surface interne d'une membrane anhiste et dont le noyau seul est bien distinct; mais toutes les observations faites dans ces derniers temps sur la structure de l'ovaire, chez les animaux inférieurs, où cet organe se présente sous forme de tube, concordent pour reconnaître de semblables rudiments d'épithélion dans la partie terminale des tubes où les germes des œufs prennent naissance. Je citerai à l'appui les observations de Leydig ¹ sur l'ovaire des insectes, celles de Schneider ² sur les Nématodes, etc.; et, d'après mes propres observations, les tubes ovariens des mammifères sont, sous ce rapport, dans le même cas que l'ovaire de ces animaux inférieurs; le mode de formation de l'œuf et des cellules épithéliales est identique chez les uns et chez les autres.

Le premier point de la théorie de M. Pflüger ne repose pas sur cette seule observation. Il a fait sur l'ovaire des jeunes chats des recherches que je résume en quelques mots. Je ferai remarquer d'abord, que l'auteur a donné plusieurs figures de la partie terminale des tubes ovariens du chat, et, comme il le dit lui-même, ces dessins ont été faits avec une extrême exactitude et à

¹ Leydig, *Der Eierstock und die Samentasche der Insecten*. — *Eingegangen bei der Akademie in November 1865*. — Dresden, Blochmann, 1866.

² Schneider, *Monographie des Nematoden*, 1866.

l'aide de la chambre claire. Or, dans aucune de ces figures il n'est possible de reconnaître le mode de formation des œufs-mères, tel que M. Pflüger l'a exposé à propos de l'ovaire du veau.

Voici comment M. Pflüger a procédé chez le chat : il a fait des coupes de l'ovaire parallèlement à son grand axe, coupant ainsi perpendiculairement les divers tubes ovariens. Après avoir porté sa coupe sur le porte-objet du microscope dans de l'humour aqueux, il a vu un grand nombre de jeunes œufs-mères nager dans le liquide ambiant et présenter de la manière la plus évidente des mouvements amœboïdes. Toujours les vésicules germinatives, quelques petites qu'elles fussent, étaient entourées d'une couche de protoplasme *nettement limitée*, et d'autant plus mince, que la vésicule était plus petite. M. Pflüger en conclut que dans les tubes aussi les jeunes noyaux sont entourés d'une couche *nettement limitée de protoplasme* et que, par conséquent, dans les tubes, ces jeunes cellules *sont complètement isolées*.

Je crois que la conclusion est très-peu fondée : je citerai pour le prouver un fait que j'ai eu l'occasion de constater plusieurs fois et qui montre combien peu cette conclusion est acceptable.

Le vitellus de l'œuf des Crustacés et des Amphipodes, en particulier, est formé d'un liquide protoplasmatique fondamental, tenant en suspension des gouttelettes d'une substance très-réfringente. Si l'on vient à rompre les parois d'un de ces œufs, qu'on a placé sur un porte-objet dans de l'humour aqueux ou dans de l'iodserum, on voit les gouttelettes réfringentes s'écarter de plus en plus les unes des autres, et bientôt chacune d'elles se montre entourée d'une couche de protoplasme limitée par un contour net et tranché (pl. VIII, fig. 16). Cette couche, d'abord irrégulière, présente des prolongements de forme très-variable, qui finissent par se fondre complètement dans la couche qui entoure le corpuscule réfringent, absolument comme le tentacule éphémère que projette le Rhizopode rentre, après un certain temps, dans la masse protoplasmatique d'où il a été projeté. Peut-on conclure, de ce que, dans ces conditions, ces vésicules se montrent entourées d'une zone à contour nettement limité de liquide protoplasmatique, qu'elles le sont aussi dans l'œuf? Évidemment non : si on observe le vitellus dans l'œuf, on reconnaît qu'il est constitué par un liquide protoplasmatique homogène, tenant en

suspension des gouttelettes réfringentes. Je crois que de la même manière, M. Pflüger a tort de conclure, de ce que les jeunes vésicules germinatives se montrent entourées d'une couche de protoplasme bien distincte, quand elles se trouvent en suspension dans l'humeur aqueuse, que cette même couche nettement limitée formait avec elles des cellules à contours définis dans le tube qui les contenait primitivement. Et cette conclusion est d'autant moins naturelle, que si l'on examine les vésicules germinatives à l'intérieur du tube, on les voit en suspension dans un liquide protoplasmatique commun.

Les preuves que donne M. Pflüger, pour démontrer que l'extrémité aveugle du tube sexuel renferme de jeunes œufs-mères à contours définis, ne me paraissent pas bien solides, et c'est là néanmoins le point fondamental de sa théorie de l'oogenèse.

2° Le second point de la théorie de M. Pflüger, c'est que *les cellules-mères des œufs, nées isolément dans la partie terminale du tube qu'il appelle Keimfach, donnent naissance par bourgeonnement à une série d'œufs, qui forment une véritable chaîne. Le bourgeonnement est toujours précédé de la multiplication par division du noyau de la cellule-mère.* Ce second point est une conséquence du premier. Il est impossible de méconnaître, en faisant les préparations sur des ovaires frais de jeunes mammifères, d'après les méthodes indiquées par M. Pflüger, que l'on trouve dans les tubes sexuels des chaînes d'œufs. Or, s'il est démontré que dans la chambre germinative il se forme des cellules isolées, il n'est possible d'expliquer l'existence de chaînes d'œufs qu'en admettant que les œufs-mères se multiplient, et que les divers chaînons naissent par bourgeonnement de ces œufs-mères.

M. Pflüger a vu souvent deux noyaux dans une même masse protoplasmatique, d'autres fois deux œufs reliés ensemble par une simple commissure ou séparés par un étranglement plus ou moins bien prononcé. Mais cela ne prouve, en aucune façon, que les deux noyaux proviennent l'un de l'autre par voie de division, ni que l'un des deux œufs a donné naissance à l'autre. Une fois cependant, M. Pflüger, faisant ses observations dans une chambre chaude, a vu un jeune œuf, suspendu dans de l'humeur aqueuse, se diviser sous ses yeux et la vésicule germinative donner naissance, par voie de divi-

sion, à deux vésicules-filles, dont l'une contenait le nucléole de la cellule-mère, tandis que l'autre était primitivement dépourvue de ce corpuscule. Après un certain temps, un nucléole apparut dans cette seconde vésicule. Mais si l'on considère, d'un côté, que les conditions où ce jeune œuf se trouvait placé étaient tout à fait anormales, et que, d'un autre côté, *on ne trouve jamais à l'intérieur des tubes ovariens de jeunes vésicules germinatives en voie de division*, on pourra légitimement émettre un doute sur la portée de cette observation et se demander si cette multiplication n'était pas un phénomène anormal et tout à fait accidentel.

M. Pflüger cite à l'appui de ses observations celles que M. Meissner a faites chez les Nématodes et qui montrent que l'oogenèse, telle que le savant professeur de Bonn l'expose chez les mammifères, n'est pas un fait isolé dans le règne animal. On sait que M. Meissner a soutenu que, chez les Nématodes, il faut distinguer deux périodes dans l'oogenèse et que, dans le germigène de ces animaux, se forment les cellules-mères des œufs, qui, arrivées dans le vitellogène, donnent naissance, par bourgeonnement, à des œufs qui finissent par se séparer complètement de la souche. J'ai fait voir plus haut que ces observations de M. Meissner sont complètement erronées et que toutes les observations faites sur les Nématodes par MM. Munck, Claparède, Schneider et Leuckart démontrent, à l'évidence, que M. Meissner a soutenu une opinion tout à fait dépourvue de fondement. L'appui que M. Pflüger a cherché dans les observations de M. Meissner n'a donc aucune valeur; et si ce mode de formation des œufs chez les mammifères était exact, il serait contraire à tout ce qui a été observé chez les autres groupes. Je ne puis donc considérer comme établis, ni l'un ni l'autre des deux points fondamentaux de la théorie de M. Pflüger. Les preuves par lesquelles il a cherché à établir sa théorie de l'oogenèse, qui comprend, d'après lui, deux périodes distinctes, sont très-sujettes à caution; il n'en a guère donné, pour appuyer le premier point fondamental, et le second n'est qu'une conséquence découlant tout naturellement du premier.

J'ai interprété tout autrement les observations que j'ai pu faire; et les figures que M. Pflüger a données confirment pleinement ma manière de voir, si l'on fait abstraction de la fig. 4 de la pl. II.

Si l'on fait, au moyen d'un rasoir bien tranchant, des coupes aussi minces que possible de l'ovaire tout frais de jeunes veaux, et que l'on observe ces coupes dans un liquide indifférent, tel que de l'humour aqueuse, on ne tarde pas à découvrir des tubes grêles, d'une grande délicatesse, que j'ai vus se terminer en cul-de-sac tout près de la surface de l'ovaire. Le tube est circonscrit par un contour assez net, mais il m'a été impossible d'y reconnaître avec certitude une membrane distincte. On trouve à son intérieur des éléments vésiculaires d'une extrême délicatesse, qu'on ne distingue qu'avec peine, parce qu'il est difficile de faire une coupe d'une minceur suffisante sur un ovaire non durci. Néanmoins j'ai pu reconnaître que ces éléments vésiculaires, qui sont de jeunes noyaux de cellules, comme le montre l'étude de leur développement ultérieur, sont dépourvus de nucléole, et qu'entre ces vésicules se trouve un liquide peu abondant, finement granuleux, qui est très-probablement un liquide protoplasmique. J'ai été assez heureux pour faire un jour une coupe où l'on apercevait assez distinctement la terminaison d'un tube près de la surface de l'ovaire. C'est cette préparation que j'ai représentée (pl. XI, fig. 9). M. Pflüger a décrit, chez le veau, les mêmes organes tubulaires.

A côté de ces tubes pleins à éléments vésiculaires transparents, on reconnaît des tubes un peu plus larges, dont la partie voisine de la surface de l'ovaire présente la même structure que celle des tubes que je viens de décrire; mais dans une portion du tube un peu plus éloignée de l'extrémité aveugle, on reconnaît que les éléments cellulaires, que l'on distinguait dans la partie terminale, ont atteint des dimensions un peu plus considérables, tout en conservant la même délicatesse. Ce sont encore de petites vésicules séparées les unes des autres par un liquide protoplasmique finement granuleux; mais on y distingue une petite tache foncée, c'est le nucléole.

Dans une région plus profonde de l'ovaire, j'ai trouvé à l'intérieur des tubes de jeunes œufs parfaitement caractérisés, formant une chaîne véritable. Leur vésicule germinative présentait encore les caractères des éléments cellulaires que j'avais reconnus dans la portion terminale, sauf qu'ils avaient des dimensions plus considérables et qu'ils présentaient un corpuscule réfringent plus ou moins volumineux. Un protoplasme finement granuleux entourait ces jeunes vésicules germinatives, et les étranglements que l'on distinguait

à la surface externe du protoplasme entre deux œufs consécutifs accusaient nettement un commencement de séparation. Ces œufs étaient contenus dans des tubes limités par un contour foncé (membrane anhiste?) et çà et là on reconnaissait à la surface interne de la membrane des cellules dont le noyau à contour foncé était seul bien reconnaissable. J'ai dessiné aussi exactement que possible un de ces tubes qui montrait avec la dernière évidence le passage insensible entre la portion du tube où le protoplasme des jeunes œufs présentait ces étranglements, et une autre partie où il n'était pas possible de distinguer la moindre trace d'étranglement, et où le tube était rempli d'un liquide protoplasmique commun, tenant en suspension de jeunes vésicules germinatives. Il ressortait incontestablement de l'étude de cette préparation, que les chaînes d'œufs résultent de ce que le protoplasme à noyaux, qui remplit la portion terminale du tube sexuel, s'étrangle autour des noyaux dans une partie du tube quelque peu éloigné de son extrémité en cul-de-sac, et ces étranglements marquent le commencement de la délimitation des œufs.

Dans la partie la plus profonde du tube, on distingue çà et là des noyaux cellulaires, tapissant les parois du tube ovarien. Ces noyaux, limités par un contour très-net, représentent, je pense, les premiers rudiments de l'épithélion. Je n'ai pu trouver de formations analogues à celles que M. Pflüger considère comme un épithélion cylindroïde.

Comme je l'ai dit plus haut, au mois de mars dernier, j'ai eu l'occasion d'étudier l'ovaire d'un jeune kangourou (*Petrogale Xanthopus*). Jamais, chez aucun animal, je n'ai vu aussi distinctement les tubes ovariens, qui se dessinent par un double contour démontrant clairement l'existence d'une membrane anhiste. D'un autre côté, le contenu des tubes se distingue par un aspect granuleux qui tranche sur le tissu conjonctif transparent qui les entoure; et les éléments cellulaires qui les constituent ont des caractères bien nets.

J'ai dessiné, aussi exactement que possible (pl. XI, fig. 12), un tube qui montrait avec une netteté admirable tout le mode de formation de l'œuf. Cette préparation a été faite sur un ovaire légèrement durci par un séjour de cinq heures dans une solution concentrée d'acide oxalique. L'acide oxalique n'avait

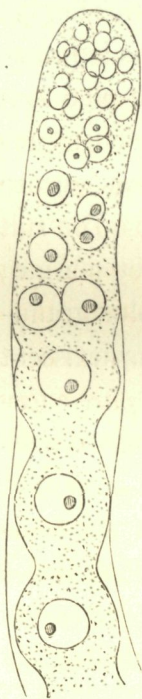
pas notablement altéré le tissu; seulement, sous son influence, le protoplasme devint à la fois plus opaque et plus granuleux. Le tube présente près de la surface de l'ovaire un diamètre assez considérable; il va en s'élargissant à mesure qu'il pénètre plus profondément dans l'ovaire. L'extrémité du tube renferme un liquide protoplasmique fondamental, peu transparent, ce qui résulte de la présence, dans le protoplasme, d'un grand nombre de fines granulations. On aperçoit dans ce liquide des éléments cellulaires proportionnellement plus petits que ceux du veau; peut-être s'étaient-ils légèrement contractés sous l'influence de l'acide. Ces vésicules sont sphéroïdales et leur diamètre varie un peu de l'une à l'autre. Un peu plus loin, ces vésicules ne sont plus semblables entre elles; les unes apparaissent avec des dimensions un peu plus considérables, elles y sont plus transparentes et présentent au centre une petite tache; les autres, ovalaires, ont conservé à peu près les mêmes dimensions, mais leur contour est plus net et leur contenu plus granuleux. Ces dernières représentent évidemment les premiers rudiments de l'épithélion, et les vésicules transparentes, à contours très-pâles en suspension dans le protoplasme granuleux, sont les jeunes vésicules germinatives. Un peu plus loin encore, ces jeunes vésicules germinatives ont grandi; la tache qu'elles présentaient est devenue un petit corpuscule très-réfringent; elles sont encore séparées par un protoplasme fondamental commun; mais à mesure qu'on suit le tube dans la profondeur de l'ovaire, on voit la quantité de protoplasme, séparant les vésicules, augmenter de plus en plus. Celui-ci devient plus granuleux au contact des vésicules germinatives, et des échancrures apparaissent à sa surface. *Le protoplasme fondamental à noyaux qui remplit la partie terminale du tube se continue directement avec une chaîne d'œufs*: deux œufs consécutifs sont séparés par une échancrure circulaire, d'abord peu profonde, qui est le premier indice de la délimitation du protoplasme autour des vésicules germinatives. A la périphérie du tube, on distingue encore çà et là des noyaux à contours foncés, qui prennent de plus en plus nettement les caractères des noyaux des cellules épithéliales.

Je n'ai pas pu suivre plus loin ce tube, et je n'ai pu trouver les formes intermédiaires entre ces tubes primitifs et les tubes tapissés d'une couche continue de cellules épithéliales. Je ne saurais dire si ces cellules épithéliales,

d'abord éparpillées, donnent naissance à un épithélion cylindroïde, comme le pense M. Pflüger ; mais il résulte clairement de mes observations que *primitivement les jeunes œufs sont complètement confondus les uns avec les autres par leur corps protoplasmique. Cette masse protoplasmique commune se délimite peu à peu autour des vésicules germinatives, et ceci s'opère par la formation de sillons apparaissant à la surface du protoplasme entre deux vésicules consécutives. Ces sillons, en progressant vers le centre de la chaîne, finissent par isoler les œufs.*

Mes observations sur le mode de formation de l'œuf chez les mammifères ne concordent donc aucunement avec la théorie de l'oogenèse telle que M. Pflüger l'a exposée. Je ne pense pas qu'il y ait en réalité dans l'accomplissement de ce phénomène deux périodes distinctes. Je n'ai jamais pu constater que la chambre germinative donne naissance à *des cellules isolées* que l'on

Fig. 2.



pourrait considérer comme étant les cellules-mères des œufs, et les œufs réunis en chaînes ne proviennent aucunement par bourgeonnement de ces œufs-mères.

La figure schématique ci-contre exprime clairement le résumé de mes recherches et l'interprétation qui en ressort relativement à l'oogenèse des mammifères.

Je ferai remarquer que les figures que M. Pflüger a données de l'extrémité aveugle du tube ovarien du veau (pl. II, fig. 3), et du chat (pl. III, fig. 4, et pl. IV, fig. 2), s'accordent parfaitement avec mes propres observations. Et l'interprétation que j'ai donnée aux faits en ressort avec la dernière évidence. Au contraire, ces dessins sont complètement inconciliables avec sa propre théorie.

D'un autre côté, et ceci soit dit en passant, puisque j'aurai à revenir plus loin sur ce point, l'oogenèse des mammifères se ramène ainsi complètement aux phénomènes si uniformes observés dans les diverses classes du règne animal ; partout la cellule-œuf se forme de la même manière aux dépens d'un protoplasme à noyaux. L'analogie est surtout frappante avec les faits observés chez les Nématodes, et les *chaînes d'œufs* des mammifères correspondent

parfaitement aux séries d'œufs portés sur un *rachis commun*, que l'on a observées chez un grand nombre de ces Helminthes.

Multiplication des jeunes œufs à l'intérieur des follicules. — Maintenant que j'ai montré comment les jeunes œufs se forment dans la partie des tubes ovariens qui avoisine leur extrémité périphérique, et que j'ai fait voir que les chaînes d'œufs ne résultent pas de ce que les œufs naissent les uns des autres par voie de bourgeonnement, il y a lieu de se poser la question de savoir si les œufs ne peuvent pas se multiplier, soit par division, soit par bourgeonnement, dans la partie inférieure des tubes ovariens, ou bien dans les follicules complètement isolés.

J'ai représenté (pl. XI, fig. 19-24) des follicules d'un fœtus humain à terme, et l'on sait qu'à cette époque les tubes se sont complètement réduits en follicules. J'ai fait ces dessins d'après des coupes fraîches traitées par une solution à 1 p. 0/0 de chromate acide de potasse.

On reconnaît avec la plus grande netteté, dans la vésicule germinative du jeune œuf dessiné (pl. XI, fig. 23), deux nucléoles parfaitement distincts; dans la figure 20, on distingue deux œufs. La vésicule germinative de chacun d'eux renferme deux noyaux à nucléole, qui ne peuvent être que de jeunes vésicules nées de la première.

Un point important à noter, c'est que ces deux jeunes vésicules sont contenues à l'intérieur de la vésicule-mère, qui les entoure de sa membrane commune, de sorte qu'il faut bien admettre ici, que la vésicule germinative se multiplie, non par division, mais par voie endogène. J'ai vu une fois une vésicule germinative emboîter, non pas deux, mais trois vésicules-filles, comme je l'ai représenté (fig. 21). Mais ce qui est remarquable, c'est que dans le vitellus du jeune œuf on distinguait nettement trois sillons qui montraient, à la dernière évidence, que si le noyau se multiplie par voie endogène, il n'en est pas de même du contenu de la cellule qui, lui, se divise directement. Il n'était pas possible de distinguer aucune trace de membrane vitelline.

J'ai encore reconnu cette multiplication par division de l'œuf, dans un autre follicule (pl. XI, fig. 19). Ce follicule renfermait deux vésicules germinatives

distinctes, mais rapprochées l'une de l'autre. Leur dimension moindre que celle des œufs voisins montrait clairement que j'avais sous les yeux deux jeunes vésicules. Le vitellus est divisé en deux portions distinctes par un sillon droit nettement accusé.

Dans tous ces cas, les parois du follicule ne manifestaient encore aucune tendance à la division; on ne distinguait à sa surface régulièrement ovale, ni trace d'échancrure, ni commencement de *septum*. N'est-il pas étonnant de voir les œufs se multiplier ainsi par division dans les follicules isolés, et les ovules nés les uns des autres se séparer complètement avant que le follicule manifeste la moindre tendance à la division? Dans les tubes les œufs forment une véritable chaîne, dont les chaînons ne se séparent les uns des autres que quand les cellules épithéliales et le *septum*, qui doit déterminer la séparation des tubes en follicules, viennent interrompre la continuité entre deux œufs voisins.

Quand les deux jeunes œufs sont complètement séparés (fig. 20), alors seulement on voit les cellules de la couche granuleuse se multiplier tout autour de la surface de contact des deux œufs; en se multipliant, elles donnent naissance à une lame cellulaire, qui s'avance entre eux et finit par les séparer complètement (fig. 20). Plus tard encore, on voit la tunique propre donner naissance à un *septum* qui déterminera la division complète du follicule primitif en deux follicules distincts. Il résulte donc de ces observations que les œufs peuvent se multiplier, quand ils sont isolés dans les follicules, et cette multiplication s'opère avec des caractères tout particuliers: la vésicule germinative de l'œuf se multiplie par voie endogène, et c'est par division du vitellus que s'achève la multiplication. Cette multiplication des jeunes œufs dans les follicules s'accomplit indépendamment de la division des jeunes capsules de de Graaf; la séparation des ovules s'achève complètement avant que le follicule manifeste la moindre tendance à la division. Dans les tubes ovariens, au contraire, la séparation complète des œufs les uns des autres, paraît, dans certains cas au moins, liée à la formation du *septum* qui doit isoler les follicules.

Von Baër et Bisschoff avaient déjà observé qu'il existe quelquefois deux, ou même plusieurs ovules dans un même follicule de de Graaf, et, dans ces

derniers temps, Klebs¹ et Quinke² ont conclu de nouvelles observations faites sur ce point, que les follicules de de Graaf des mammifères peuvent, jusqu'au moment de la puberté, se multiplier par division. Ils concluent du fait de l'existence de plusieurs œufs dans certains follicules, que ces œufs se multiplient par division. Cette conclusion n'est pas fort rigoureuse; ces follicules à plusieurs œufs pouvaient n'être que des portions renfermant encore d'autres œufs des tubes ovariens primitifs; rien ne me semble prouver, dans leurs recherches, que ces œufs naissent les uns des autres.

J'ai montré par mes observations sur l'ovaire du fœtus humain à terme, comment, d'abord, la vésicule germinative se multiplie; comment, ensuite, le vitellus se divise et comment les cellules de la couche granuleuse et enfin la tunique propre s'avancent entre les jeunes œufs. Il me semble qu'après ces observations il n'est pas possible de révoquer en doute le fait de la multiplication des jeunes œufs à l'intérieur des follicules. Mais jamais je n'ai rencontré, dans les tubes ovariens primitifs, de jeune œuf en voie de multiplication, ni chez le fœtus humain, ni chez aucun autre mammifère.

Formation d'œufs chez l'adulte. — Dans un chapitre spécial de son travail, M. Pflüger a démontré que le développement des tubes ovariens n'a pas lieu seulement pendant la période embryonnaire et les premiers temps qui suivent la naissance; il a fait voir, par des recherches faites sur de vieux chats et sur des chiens adultes, que la formation de nouveaux follicules aux dépens des tubes est un phénomène s'accomplissant périodiquement, et qu'à des époques déterminées, le développement des tubes, des follicules et des œufs se produit chez les adultes de la même manière que chez les embryons.

L'ovaire du chat rentre régulièrement en activité au printemps, et tous les ans, à la même époque, ces animaux produisent une nouvelle génération d'œufs absolument comme les plantes, après une période de repos plus ou moins longue, produisent de nouvelles fleurs et des fruits.

M. Pflüger a cherché à établir un parallèle entre la reproduction des plantes et celle des animaux; il a cherché à montrer que, de la même ma-

¹ Klebs, *Virchow's Archiv*, t. XXI, p. 365.

² Quinke, *Notizen über die Eierstöcke der Säugethiere. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL.*, Bd 12.

nière que chez les Phanérogames les vésicules embryonnaires se forment dans un sac embryonnaire, par formation libre, de même *l'ovule animal se forme par formation libre dans les œufs nés d'une cellule-mère par voie de bourgeonnement.*

Ce parallélisme, établi entre l'oogenèse dans les deux règnes, me semble purement hypothétique. Il ne repose sur aucun fait d'observation. Dans aucune classe je n'ai rien observé qui rappelle la formation des vésicules embryonnaires dans un sac embryonnaire, et je ne sais sur quoi est basée la distinction que fait M. Pflüger entre l'ovule des mammifères et l'œuf né dans les tubes ovariens, œuf qu'il compare au sac embryonnaire des végétaux.

Modifications que subissent les follicules et l'œuf jusqu'à leur entier développement.

FOLLICULE. — Au moment où il se détache du tube ovarien, le follicule se constitue d'une membrane propre, tapissée d'une simple couche de belles cellules à noyaux, qui sont les premiers rudiments de la couche granuleuse. Toute la cavité centrale du follicule est remplie par le jeune œuf.

Le rôle physiologique des follicules n'est pas de former l'œuf; le germe prend naissance dans une partie déterminée du tube ovarien, et en ce point les éléments qui entrent dans la composition des follicules sont loin d'être entièrement formés. Le développement ultérieur de ces organes fait connaître quelle est la fonction des cellules de la couche granuleuse qui constituent, après l'œuf, la partie essentielle des follicules de de Graaf.

L'œuf croît assez rapidement à partir du moment où le follicule s'entoure des vaisseaux dont M. Schrön a étudié le mode de développement. Mais la couche granuleuse reste constituée quelque temps encore d'une lame unique de cellules, qui ont conservé toujours leur forme arrondie, parfaitement régulière. A un moment donné, ces cellules entrent dans une phase d'activité étonnante; elles se multiplient rapidement, et, s'il faut en croire M. Leydig¹, chacune des cellules arrondies primitives donnerait naissance, *par voie de bourgeonnement*, à toute une progéniture de jeunes cellules. Les cellules qui

¹ *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere*, von Dr Franz Leydig. Franckfurt, 1857, p. 509.

entourent immédiatement l'œuf ont quelquefois des dimensions plus considérables que les autres. M. Pflüger a observé en particulier ce fait chez le veau ; mais le phénomène est loin d'être général et commun à tous les mammifères.

A un moment déterminé du développement du follicule, l'œuf commence à s'entourer de la zone pellucide qui croît rapidement en même temps que l'œuf cesse d'occuper le centre du follicule. Il devient excentrique étant rejeté à l'un des pôles du follicule, pendant que l'autre se remplit de cellules, les unes arrondies, les autres à prolongements plus ou moins développés. Bientôt apparaît au milieu de cet amas cellulaire une cavité qui se remplit d'un liquide incolore ; celui-ci s'amasse dans cette cavité en quantités de plus en plus considérables ; il a reçu le nom de *liquor folliculi* et paraît sécrété par les cellules de la couche granuleuse, qui n'auraient donc pas toutes une seule et même fonction : les unes serviraient à la sécrétion de la zone pellucide de l'œuf, les autres à la formation du liquide qui déterminera plus tard la déhiscence du follicule et entraînera l'ovule dans les trompes. Peu à peu le follicule acquiert donc l'aspect d'une grande vésicule arrondie, formée d'une membrane anhiste tapissée de la couche granuleuse ; en un point, la couche granuleuse est considérablement épaissie pour former le disque prolifère à l'intérieur duquel se trouve l'œuf. La plus grande partie de la cavité du follicule est remplie par ce liquide transparent, qui, en s'accumulant de plus en plus, exerce sur les parois du follicule une pression croissante et finit par déterminer la rupture de ses parois.

OEuf. — L'œuf qui a pris naissance près de l'extrémité superficielle d'un tube ovarien s'entoure d'une couche de cellules épithéliales dans une partie plus profonde de ces tubes, qui finissent par se résoudre en un grand nombre de follicules distincts. L'œuf, jusqu'alors très-petit, subit ensuite une série de modifications, consistant surtout dans le développement des diverses parties qui le constituent.

La vésicule germinative a dès le début une forme arrondie et une transparence parfaite ; elle conserve ces caractères pendant toute la durée du développement de l'œuf, et les seules modifications qu'elle subit se rapportent à ses dimensions.

Le corpuscule de Wagner croît aussi ; il est toujours doué d'une réfringence considérable et il conserve généralement une forme arrondie très-régulière. Quelquefois il devient moins réfringent et granuleux dans le cours du développement.

Quant à la position, tant de la vésicule germinative que de la tache de Wagner, il n'est pas possible de rien en dire de général : cette position varie dans le cours du développement. D'après M. Pflüger, le corpuscule de Wagner est situé à la périphérie de la vésicule germinative dans les jeunes œufs, pour devenir plus tard centrale. M. Leydig a observé que dans certains cas le corpuscule de Wagner est adhérent à la paroi de la vésicule de Purkinje (Rat) ¹.

Il est incontestable aussi qu'à certains moments la vésicule germinative devient très-peu distincte et qu'il est souvent impossible de la distinguer ; mais il est probable que ces modifications dans la netteté des contours dépendent moins des changements subis par la vésicule germinative elle-même, que du vitellus, dans lequel l'activité vitale de l'œuf semble tout spécialement concentrée.

Vitellus. — Au moment où se forme le follicule, le vitellus de l'œuf se montre manifestement constitué d'un liquide fondamental protoplasmique, tenant en suspension des granules réfringents de petite dimension.

Ces granules sont d'abord uniformément répandus dans la masse du protoplasme ; mais bientôt on les voit s'accumuler en plus grande quantité dans la partie périphérique du vitellus, tandis qu'autour de la vésicule germinative la couche est peu chargée de granules ; et immédiatement sous la zone pellucide on trouve une autre couche peu épaisse d'un liquide plus clair. Quand l'œuf est mûr, on trouve encore, chez quelques mammifères, immédiatement autour de la vésicule germinative, cette couche protoplasmique peu chargée de corpuscules réfringents ; à la périphérie, au contraire, la couche vitelline très-épaisse, formée du même protoplasme fondamental, est fortement chargée d'éléments vitellins.

Ces éléments se trouvent, dès le début, en suspension dans le protoplasme ;

¹ Fr. Leydig, *Lehrbuch der Histologie des Menschen und der Thiere*, p. 310.

on en trouve déjà, quoique petits et peu nombreux, dans la masse protoplasmique commune des tubes ovariens primitifs; leur nombre et leur volume augmentent au fur et à mesure que l'œuf se développe, et il arrive un moment où ces éléments s'y trouvent en telle abondance, qu'ils font perdre à l'œuf sa transparence primitive.

Quant au mode de formation de ces éléments, la question ne peut être douteuse : ils se développent à l'intérieur même du protoplasme. L'œuf, cellule protoplasmique vivante, est baignée par le liquide nourricier qui imprègne tous les tissus; il peut puiser dans ce liquide les matériaux dont il a besoin pour élaborer ces matières nutritives, tout comme une cellule salivaire puise dans le liquide nourricier les matières premières dont elle doit former son produit.

Quant à la nature fonctionnelle de ces éléments, il ne peut y avoir de doute : ils sont bien certainement de la matière nutritive pour le futur embryon. D'abord, il est bien démontré que parmi ces éléments se trouvent de petites vésicules graisseuses; or, la graisse est évidemment un produit nutritif. D'un autre côté, il est bien établi aujourd'hui, que ce sont ces mêmes éléments réfringents de l'œuf primitif qui, chez l'oiseau, sont élaborés plus complètement, si je puis m'exprimer ainsi, de façon à former les vésicules qui constituent toute la masse du jaune ou vitellus nutritif. De plus, par tous leurs caractères physiques et chimiques, ces éléments sont bien l'analogue de ceux qui, chez les animaux inférieurs, sont fournis par le vitellogène et qui sont évidemment de la substance nutritive pour l'embryon. Enfin, l'étude du développement de l'embryon et des cellules blastodermiques, en particulier, montre suffisamment que ces éléments réfringents disparaissent peu à peu pour nourrir les cellules embryonnaires, avant que l'œuf reçoive de la mère les éléments dont il a besoin pour se développer.

Il faut donc distinguer dans le vitellus des mammifères un protoplasme fondamental et des éléments nutritifs sous forme de corpuscules réfringents, plus ou moins volumineux, suspendus dans sa masse.

Membranes. — J'ai fait voir plus haut, en étudiant la constitution de l'œuf, comment se développe la zone pellucide. L'étude du mode de formation de

cette membrane était nécessaire pour juger de sa nature. Quant à la membrane vitelline, il est évident qu'elle se forme aux dépens de la couche externe du protoplasme de l'œuf; mais à quel moment se forme-t-elle?

Existe-elle autour des jeunes œufs contenus dans les tubes ovariens, ou ne se forme-t-elle que plus tard? M. Pflüger admet que les cellules-mères des œufs possèdent une vraie membrane et que cette membrane s'allonge de façon à former un véritable tube, dont la paroi entoure les divers œufs nés de cette cellule-mère et réunis en chaîne. Je n'ai jamais pu me convaincre de l'existence de ces œufs-mères, et d'après mes observations, la formation des chaînes d'œufs doit recevoir une explication toute différente de celle que M. Pflüger leur a donnée. Les chaînes sont-elles entourées d'une membrane commune? Je n'ai jamais pu me convaincre non plus de l'existence de cette membrane, et il me semble que, vu le mode de formation des chaînes, une telle membrane n'est guère admissible. Certes, les œufs sont circonscrits par un contour assez foncé; mais ce fait ne prouve nullement l'existence d'une membrane; il démontre seulement que le protoplasme présente un pouvoir réfringent supérieur à celui du milieu qui l'entoure. M. Pflüger a observé que dans les ovaires soumis pendant plusieurs jours à l'action de l'acide oxalique, on rencontre des œufs où une membrane véritable se sépare de la substance protoplasmique sous-jacente. Mais l'action de l'acide oxalique ne peut-elle rendre compte de la formation de cette membrane? N'est-elle pas un produit artificiel?

Je crois que quand les œufs se sont complètement isolés dans des follicules nouvellement formés, ils n'ont pas encore, au début, de vraie membrane cellulaire, et s'il en est ainsi, il est clair que les œufs en chaînes en sont complètement dépourvus. J'ai donné plus haut les raisons qui me portent à croire que les jeunes œufs nouvellement isolés dans les follicules sont dépourvus de membrane vitelline.

Dans ses recherches sur l'ovaire des oiseaux, M. Gegenbauer est arrivé au même résultat. Après avoir démontré que les jeunes follicules de de Graaf chez l'oiseau sont complètement identiques à ceux des mammifères, le savant professeur d'Iéna émet l'opinion qu'il n'existe autour des jeunes œufs aucune membrane et que ceux-ci sont de simples globes protoplasmiques à noyau.

Si l'on examine avec soin un jeune follicule (pl. XI, fig. 13 et 14), on voit très-souvent l'œuf présenter une forme étoilée et la substance vitelline s'avancer dans les sillons qui séparent deux cellules voisines; d'un autre côté, on voit aux deux pôles du follicule le jeune œuf envoyer des prolongements qui vont remplir complètement, en s'étendant jusqu'à la tunique propre, l'espace laissé entre les cellules épithéliales. Cette apparence pourrait-elle se produire s'il existait à ce moment autour du jeune œuf une membrane cellulaire? D'autre fois, il est vrai, l'œuf présente une forme parfaitement arrondie, mais ce fait s'explique parfaitement par la contractilité de la substance protoplasmique, démontrée par les mouvements amœboïdes, que M. Pflüger a lui-même constatés avec la dernière évidence. Je ne pourrais fixer le moment exact où la membrane vitelline se forme, mais j'ai la conviction que, comme chez l'oiseau, elle se produit lentement dans le cours du développement de l'œuf; qu'elle est d'abord une couche protoplasmique assez claire, qui acquiert une densité croissante et finit par affecter les caractères d'une vraie membrane ¹.

Développement. — Von Baër ², en faisant connaître l'œuf des mammifères, ouvrait la voie à l'embryogénie, et, grâce aux travaux de Wharton Jones ³, Barry ⁴, Coste ⁵, et surtout de Bisschoff ⁶, l'embryogénie des mammifères

¹ En étudiant dernièrement la structure de l'ovaire et le développement de l'œuf d'un *Delphinus delphis* frais, j'ai pu me convaincre de ces deux faits : 1° que la membrane vitelline se forme dans des follicules où la couche granuleuse, déjà très-développée, a donné naissance aux premiers rudiments de la zone pellucide; 2° que c'est alors seulement que la membrane vitelline commence à se former : elle se produit aux dépens de la couche externe du protoplasme, qui devient complètement transparente, atteint une densité croissante et finit par former une véritable membrane.

² Von Baër, *Epistola de ovi mammalium et hominis genesi*, 1827.

³ Wharton Jones, *On the first changes in the ova of mammifera in consequence of impregnation*. PHIL. TRANS., 1837, p. 559.

⁴ Barry, *Researches in embryology*, 2^d series. PHIL. TRANS., 1839. — *Idem.*, 3^d series, 1840.

⁵ Coste, *Recherches sur la génération des mammifères*. Paris, 1834. — *Histoire de la génération et du développement*, 1841. — *Histoire générale et particulière du développement des corps organisés*. Paris, 1847.

⁶ Bisschoff, *Entwicklungsgeschichte des Kaninchen-Eies*, 1842. — *Traité du développement de l'homme et des mammifères*. — *Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchen*.

fit, en peu d'années, des progrès immenses. Barry y observa le premier le fractionnement du vitellus, et c'est surtout par les magnifiques travaux de Bisschoff, que la marche que suit la nature dans l'accomplissement de ce phénomène et dans la formation du blastoderme, a été mis au jour.

Je n'ai pas à m'occuper ici de la question de savoir où, quand et comment s'opère la fécondation des œufs; les seuls phénomènes qui nous intéressent pour le moment sont ceux qui nous font comprendre la vraie valeur des diverses parties constitutives de l'œuf, et la relation existant entre ce corps et les cellules qui forment les premiers rudiments de l'embryon.

Jusqu'ici on n'a guère mis en doute que le premier phénomène qui se produit dans l'œuf fécondé des mammifères est la disparition de la vésicule germinative; seulement quelques embryogénistes pensent que ce phénomène est dû à l'influence de la liqueur fécondante; les autres, en plus grand nombre, ont soutenu que la vésicule a déjà cessé d'exister au moment où la fécondation se produit; que, par conséquent, sa disparition n'est pas le résultat de l'action des spermatozoïdes, mais qu'elle doit être considérée, pour me servir de l'expression employée par M. Milne Edwards, comme une conséquence de sa mort naturelle. Que la vésicule germinative disparaît à la vue, et qu'à certaine époque il est impossible de constater sa présence dans le vitellus, c'est incontestable; mais faut-il en conclure qu'elle disparaisse réellement, ou bien a-t-on des raisons pour croire que sa disparition n'est qu'apparente? Il faut bien le reconnaître, il n'est pas possible de démontrer rigoureusement que la vésicule germinative ne disparaît pas.

Néanmoins, il y a, me semble-t-il, des raisons sérieuses pour douter de la réalité de cette disparition. La première, c'est que la vésicule germinative se conduit absolument, sous ce rapport, comme les noyaux des globes vitellins qui naissent successivement dans l'œuf. Les globes vitellins présentent, à certains moments, une tache pâle, qui indique la présence dans la masse vitelline d'un noyau homogène et transparent; à d'autres moments, il n'est plus possible de reconnaître dans les sphères vitellines l'existence de ces noyaux. Ils se manifestent d'abord clairement dans les globes qui viennent de se former, puis disparaissent, pour se montrer de nouveau peu de temps avant qu'un nouveau fractionnement se produise. Les œufs d'une lapine, tuée

vingt heures après la fécondation, présentaient très-nettement le fractionnement en deux globes, et dans chacun d'eux on reconnaissait très-distinctement un noyau transparent. Dans le tiers supérieur des oviductes d'une autre lapine, sacrifiée vingt-deux heures après l'accouplement, j'ai trouvé cinq ovules, et dans chacun d'eux, j'ai reconnu distinctement l'existence de deux globes; mais il ne m'a pas été possible de trouver les noyaux que l'on distinguait si nettement dans le premier cas. Les noyaux reparaissent avec une forme allongée, dans les œufs de lapines sacrifiées vingt-cinq à vingt-six heures après l'accouplement. Peut-on admettre que ces noyaux disparaissent réellement pour être remplacés par des noyaux de nouvelle formation qui, à peine formés, s'évanouiraient à leur tour? Je ne crois pas que cette opinion soit soutenable.

La vésicule germinative se conduit dans l'œuf absolument comme les noyaux dans les sphères de segmentation. Généralement, au moment où il a atteint sa complète maturité, l'œuf ne présente plus de traces de la vésicule germinative jusqu'alors si distincte; mais j'ai trouvé dans les œufs d'une lapine, treize à quatorze heures après la fécondation, le globe vitellin unique présentant, à sa partie centrale, un noyau allongé; tous ses caractères étaient identiques à ceux de la vésicule germinative primitive, si l'on fait abstraction des dimensions un peu plus considérables et de la forme ovale de ce noyau.

La vésicule germinative se conduit donc dans l'œuf absolument comme les noyaux dans les sphères de segmentation qui les renferment; et si l'on n'admet pas la disparition réelle des noyaux des globes vitellins, peut-on admettre que la vésicule germinative disparaisse pour être remplacée par un noyau de nouvelle formation?

2° D'un autre côté, l'étude comparative du mode de formation de l'œuf et de sa constitution, et le fait même de la disparition apparente de la vésicule germinative démontrent que la vésicule germinative des mammifères est bien l'analogue de cette partie de l'œuf des animaux inférieurs que l'on désigne sous le même nom. Or, on a observé, dans un grand nombre de cas, que chez eux la vésicule germinative se divise directement en deux parties, qui deviennent les noyaux des premières sphères de segmentation. Peut-on admettre qu'un organe aussi essentiel de l'œuf, que l'on trouve avec les mêmes carac-

tères dans les différents groupes du règne animal, disparaisse chez les uns et persiste chez les autres ?

Tout porte à croire que la disparition de la vésicule germinative, chez les mammifères, n'est qu'une simple apparence; qu'en réalité elle se divise et que ses portions deviennent les noyaux des globes vitellins. J'exposerai, du reste, plus au long, dans la seconde partie de ce travail, les raisons qui me portent à admettre sa persistance dans l'ensemble du règne animal.

Un autre phénomène, qui se produit après la fécondation et qui a été constaté et signalé par tous les embryogénistes qui se sont occupés du développement des mammifères, c'est une sorte de retrait que subit le vitellus, d'où résulte la formation, entre la surface du globe vitellin et la zone pellucide, d'un espace qui se remplit bientôt d'un liquide complètement transparent. Quelle est la nature de ce phénomène, et d'où vient le liquide transparent qui s'accumule autour du globe vitellin en même temps que se produit ce retrait ?

Deux explications ont été données de ce fait : 1° le vitellus se constitue de deux parties distinctes : l'une, externe, complètement transparente, ne prenant point part au fractionnement, représente la partie du vitellus de l'œuf des oiseaux que l'on a désignée sous le nom de vitellus de nutrition; l'autre, interne, correspond au vitellus de formation et subit seule le phénomène de la segmentation. M. Pflüger a émis cette opinion et il reconnaît, dans les deux couches qu'il distingue dans le vitellus de l'œuf, avant la fécondation, une preuve à l'appui de cette interprétation. La couche externe subirait, après la fécondation, des modifications profondes; les éléments réfringents dont elle se constitue presque exclusivement se fondraient en un liquide transparent homogène; la couche interne subirait seule le phénomène si remarquable de la segmentation.

Si cette explication paraît acceptable pour l'œuf du chat, dans lequel M. Pflüger a pu faire cette distinction, elle ne peut l'être, me semble-t-il, pour les autres mammifères. Dans l'œuf d'une lapine, par exemple, on ne distingue guère ces deux couches dont parle l'habile physiologiste de Bonn. C'est à peine si l'on peut distinguer, à une certaine période du développement, autour de la vésicule germinative, une zone où le protoplasme est moins

chargé que dans les autres parties du vitellus, des éléments nutritifs qui donnent à l'œuf une opacité assez considérable. Or, comme le phénomène du retrait se produit après la fécondation, dans l'œuf de tous les mammifères, il faut nécessairement que l'explication du fait soit applicable à tous les œufs qui présentent ce phénomène.

D'un autre côté, le phénomène du retrait du vitellus après la fécondation n'a pas été observé chez les mammifères seulement; il a été signalé chez un grand nombre d'animaux inférieurs, et, en particulier, chez beaucoup de *Mollusques* et de *Crustacés*: parmi les Amphipodes, par exemple, où le vitellus se constitue manifestement de deux parties distinctes, d'un protoplasma fondamental et d'éléments nutritifs en suspension dans ce liquide, certaines espèces (le *Gammarus locusta*, entre autres) présentent le fractionnement total du vitellus. Chez eux, comme chez les mammifères, le premier phénomène qui se produit dans l'œuf fécondé, c'est un retrait que subit le vitellus, d'où résulte la formation d'un espace entre la surface du vitellus et l'enveloppe de l'œuf, et on y voit apparaître un liquide transparent. Évidemment, ce liquide n'est pas le vitellus de nutrition qui se sépare du vitellus de formation: la séparation entre l'élément protoplasmatique et la substance nutritive s'accomplit chez eux après le fractionnement. Le phénomène de retrait ne résulte donc pas de la séparation se produisant avant le fractionnement entre les deux éléments constitutifs du vitellus. J'ai également constaté que chez les Trématodes (*Amphistoma subclavatum*) la cellule germinative se contracte avant de se diviser.

2° Je préfère l'explication que Barry, Bisschoff et Coste ont donnée de ce fait. Pour eux, le retrait consiste dans une augmentation de densité du vitellus, d'où résulte la production, entre le vitellus et la paroi de l'œuf, d'un vide virtuel qui appelle à l'intérieur de l'œuf un liquide venant de l'extérieur.

Chez les mammifères, le volume de l'œuf augmente successivement pendant toute la durée de la segmentation. Ce phénomène résulte évidemment de ce que de nouveaux matériaux s'accumulent à son intérieur en quantités de plus en plus considérables, et il me paraît très-probable que cet appel à l'intérieur de l'œuf de quantités toujours croissantes de matières nutritives commence dès le début du développement, puisque dès lors nous voyons

le volume de l'œuf augmenter. Au moment où le vitellus de l'œuf a subi le retrait, son diamètre est déjà plus considérable que celui de l'œuf ovarien.

J'ai cherché bien des fois à découvrir le phénomène de la rotation du vitellus, qui a été signalé par M. Bisschoff¹ dans les œufs de lapine pendant leur passage dans les oviductes. Jamais je n'ai observé ce mouvement de rotation et jamais je n'ai reconnu à la surface du vitellus les cils dont M. Bisschoff a signalé l'existence.

C'est aussi à cette époque de l'histoire du développement de l'œuf que le globe vitellin laisse échapper une, et plus généralement deux vésicules transparentes, en même temps qu'un certain nombre de granules qui paraissent être des éléments nutritifs du vitellus. Ces deux vésicules transparentes, qui ont tant intrigué les embryogénistes, ont été aperçues pour la première fois, chez les mammifères, par Barry et Bisschoff. Mais à cette époque, leur existence avait déjà été signalée chez plusieurs Mollusques, et depuis lors elles ont été reconnues dans la plupart des groupes du règne animal. On peut légitimement conclure de ce que l'on a vu ces vésicules dans presque toutes les classes, qu'elles doivent jouer dans le développement un rôle important. Mais quel est ce rôle? C'est encore aujourd'hui une véritable énigme. M. Robin² qui a fait du mode de formation de ces globes chez les Mollusques et les Annélides une étude approfondie, ne dit rien relativement à leur fonction physiologique. Toujours est-il qu'après être restées quelque temps en suspension dans le liquide qui remplit l'espace situé entre le vitellus et les enveloppes de l'œuf, ces vésicules disparaissent et se fondent dans le liquide qui les baigne.

Le phénomène du fractionnement du vitellus chez les mammifères a été étudié avec un soin tout particulier par Barry³ et Bisschoff⁴.

¹ Ueber das drehen des Dotters im Säugethiereie während dessen Durchgang durch den Eileiter. MÜLLER'S ARCHIV. FÜR ANAT. UND PHYS., 1841.

² Ch. Robin, *Mémoire sur les globules polaires de l'ovule*. JOURNAL DE LA PHYSIOLOGIE DE L'HOMME ET DES ANIMAUX, 5 avril 1862.

³ Barry, *Researches on Embryology*. PHILOS. TRANS., 1859, p. 107, et 1840, p. 529.

⁴ Bisschoff, *Traité du développement de l'homme et des mammifères*. — *Entwicklungsgeschichte des Kaninchen-Eies*. Braunschweig, 1842; — *Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens*, 1852; — *Entwicklungsgeschichte des Rehes*, 1854; — *Entwicklungsgeschichte des Hunde-Eies*.

J'ai suivi tout le développement de l'œuf de lapine jusqu'à la formation du blastoderme, et mes observations sont tout à fait conformes à celles de M. Bischoff. Vers la quatorzième heure après l'accouplement, on y voit apparaître un noyau pâle, à forme allongée, qui n'est, je crois, que la vésicule germinative.

Si l'on sacrifie une lapine quatorze heures après l'accouplement, on trouve généralement ce noyau situé au centre du globe. Dans le tiers supérieur de l'oviducte d'une lapine, que j'ai tuée seize heures après qu'elle avait subi le contact du mâle, j'ai trouvé trois ovules, qui tous trois présentaient exactement le même degré de développement. Le globe vitellin, encore unique, renfermait deux noyaux distincts, mais encore rapprochés l'un de l'autre; ils provenaient évidemment de la division en deux portions distinctes du noyau allongé, et quelques instants plus tard, le globe vitellin lui-même se serait divisé à la suite de son noyau. Il se serait formé deux globes, qui, d'abord accolés, auraient pris peu à peu une forme ovale régulière.

Au mois de mars dernier, j'ai eu l'occasion d'étudier un assez grand nombre de chauves-souris de différentes espèces, capturées dans la grotte Saint-Pierre à Maestricht. On sait qu'à cette époque ces animaux sont encore plongés dans un sommeil léthargique, et qu'ils ne se réveillent qu'au commencement du printemps.

En étudiant l'ovaire d'un *Vespertilio murinus*, j'ai trouvé cet organe couvert de spermatozoïdes doués d'une agilité extrême. On distinguait à côté des vésicules de de Graaf, arrivées à maturité, des corps jaunes en voie de formation. L'idée me vint tout naturellement d'examiner le contenu de l'oviducte et de la matrice, et j'ai trouvé, vers le milieu de ce canal, un œuf fécondé depuis peu de temps; il renfermait un globe vitellin unique à deux noyaux parfaitement distincts. Un espace peu considérable s'étendait entre le vitellus et les enveloppes dans le liquide transparent qui remplit cet espace; les globules polaires étaient au nombre de deux (vésicules directrices de Fréd. Muller). La zone pellucide très-épaisse renfermait dans son épaisseur plusieurs spermatozoïdes et sa surface était complètement dépourvue des cellules que l'œuf, en tombant dans les trompes, entraîne généralement avec lui.

Ce fait me paraît présenter un intérêt particulier, d'abord, à cause de la netteté avec laquelle on pouvait distinguer les deux noyaux du globe vitellin;

ensuite, parce qu'il démontre que certaines espèces de chauves-souris peuvent s'accoupler peu de temps avant le printemps, et que c'est une erreur de croire que tous les Cheiroptères portent pendant l'hiver.

J'ai dit que les œufs fécondés de lapine renferment, seize heures après l'accouplement, un globe vitellin unique pourvu de deux noyaux transparents. Quatre heures plus tard le globe s'est divisé en deux fractions de volume égal, pourvues chacune d'un noyau transparent; les deux globes sont au début accolés l'un à l'autre par une face plane et ce n'est qu'un peu plus tard qu'ils acquièrent une forme ellipsoïdale régulière.

C'est à cette époque qu'il est facile de reconnaître que sous la zone pellucide existe une membrane parfaitement distincte. Si l'on traite par l'acide acétique un œuf présentant la division en deux, en quatre, en huit ou en un plus grand nombre de globes, il devient assez facile de déchirer la zone pellucide en employant des aiguilles fines, de l'enlever ensuite, et on observe alors que les sphères de segmentation restent encore réunies par une membrane mince, parfaitement transparente, *sous laquelle on distingue nettement un grand nombre de spermatozoïdes*. Cette membrane est la membrane vitelline qui, avant le retrait, était immédiatement appliquée sur la surface du vitellus, et par là, elle était difficile à démontrer. Après la fécondation, le vitellus subit le retrait dont j'ai parlé plus haut, et la membrane vitelline s'écarte de sa surface, ce qui explique comment il se fait qu'elle est beaucoup plus facile à démontrer après que le développement a commencé.

Quand l'œuf est arrivé vers le milieu des trompes, une couche de substance transparente qui s'accroît constamment a déjà commencé à se déposer à la surface externe de la zone pellucide. Elle semble se déposer par couches ou strates concentriques successives et n'est autre chose qu'un produit de sécrétion de l'oviducte. Comme elle se dépose *par couches concentriques* autour de l'œuf *dans l'oviducte*, on a souvent assimilé cette substance à l'albumine de l'œuf des oiseaux. Mais il est étonnant de voir cette substance se former autour de l'œuf de certains mammifères et faire complètement défaut chez d'autres ¹.

¹ M. Bisschoff pense qu'elle manque chez le chien; mais, d'après M. A. Thompson (art. *Orum* dans *Todd's Cyclop. of Anat.*, suppl., p. 85), elle ne ferait pas complètement défaut. Toujours est-il qu'il n'en existe pas de traces chez les cochons d'Inde. (Bisschoff, *Entwick. des Meerschweinchen*, 1852.)

Bientôt les deux globes vitellins se divisent à leur tour; il s'en forme 4, 8, 16 et un plus grand nombre. Ce qu'il faut remarquer d'abord, c'est qu'il est unanimement reconnu aujourd'hui que ces globes sont toujours dépourvus de membrane, ce qui ne les empêche pas d'être de véritables cellules. Il y a quelques années, on discutait beaucoup la question de savoir si ces globes sont ou non des cellules. A cette époque, on admettait généralement que la membrane cellulaire est une partie essentielle de la cellule et qu'il n'existe pas de cellules sans membranes. Il en est résulté que les embryogénistes se sont rangés en deux camps : les uns ¹ ont soutenu que les globes vitellins ne sont pas des cellules; d'autres ², voyant la nécessité pour les besoins de la théorie cellulaire de les considérer comme de vraies cellules, ont prétendu que les sphères de segmentation sont pourvues d'une membrane véritable. Aujourd'hui, le doute n'est plus possible : il existe bien certainement des cellules sans membrane, et il est parfaitement établi que pour en être dépourvus, les globes vitellins n'en sont pas moins de vraies cellules. Les sphères de segmentation sont toujours pourvues d'un véritable noyau. La forme des globes vitellins est toujours régulièrement arrondie, d'abord ovale, plus tard sphéroïdale, et à la fin du fractionnement les globes vitellins forment un amas de petites sphères, affectant par leur réunion la forme extérieure d'une framboise. Parmi ces petits globes, qui présentent tous les mêmes caractères, les uns occupent la surface de la framboise, les autres remplissent sa partie centrale. Cette disposition des globes vitellins chez les mammifères est donc bien différente de celle qui est réalisée chez la plupart des animaux inférieurs, où tous les globes ont, à la fin du fractionnement, la forme d'une pyramide qui aurait son sommet au centre de l'œuf et sa base à la périphérie. Dans ce cas, tous les globes vitellins se trouvent à la surface de l'œuf, et quand, à la fin du fractionnement, les deux éléments constitutifs du vitellus se séparent, *tous fournissent une cellule au blastoderme, en même temps que tous concourent à former l'amas de matières nutritives qui s'accumulent au centre de l'œuf.*

¹ Bisschoff, *Entwicklungsgeschichte des Kaninchen-Eies*. Braunschweig, 1842, p. 78. — Kölliker, *Beiträge zur Entwick. wirbell. Thiere*. MULLER'S ARCHIV., 1845.

² Reichert, *Muller's Archiv.*, 1841.

Les choses se passent bien autrement chez les mammifères : quand le fractionnement est terminé, une partie de la couche externe des globes vitellins se soulève; il en résulte la formation d'une cavité, où s'accumule le liquide transparent qui baignait d'abord la surface externe de cet amas de globes vitellins. Cette cavité augmente de plus en plus; le liquide extérieur s'y accumule en quantités de plus en plus considérables, et on reconnaît très-distinctement alors le blastoderme, qui est la première lame cellulaire de l'embryon. Elle se constitue des derniers globes vitellins qui se sont considérablement éclaircis; la plupart des éléments réfringents du vitellus primitif ont disparu; chaque globe renferme un noyau à nucléole, et il est impossible de ne pas reconnaître, dans ces derniers globes, de véritables cellules. Cette lame est formée, dans la plus grande partie de son étendue, d'une seule rangée de cellules; mais en un point elle est fortement épaissie à sa face interne; une masse cellulaire formée de l'ensemble des globes vitellins qui occupaient, à la fin du fractionnement, le centre de l'œuf, est accolée en un point de la face interne de la lame blastodermique. Ces cellules, faisant l'effet d'autant de coins, viennent s'interposer peu à peu entre les cellules du blastoderme; par là le diamètre de la cavité circonscrite par le blastoderme augmente, et l'espace qui existait primitivement entre le blastoderme et la membrane vitelline, finit par disparaître complètement. Le liquide qui l'occupait passe tout entier à l'intérieur du blastoderme.

A ce moment, tous les globes vitellins, véritables cellules, ont pris place dans la lame blastodermique.

OISEAUX.

L'ovaire de l'oiseau adulte présente, à première vue, des différences énormes avec celui des mammifères; toujours unique, il a l'aspect d'une grappe à grains inégaux, et il est logé contre la face postérieure de l'abdomen, dans un repli du péritoine. On comprend fort bien que les anciens anatomistes, qui ne

se basaient guère, pour l'établissement des analogies, que sur la forme des organes, n'aient pas songé à assimiler l'ovaire des mammifères à celui des oiseaux adultes. Dans le jeune âge, au contraire, l'ovaire présente l'aspect d'un organe charnu, allongé et aplati, et il occupe dès le début la position que présente plus tard l'ovaire de l'adulte. Il est formé d'un stroma fondamental, tissu conjonctif condensé pourvu de vaisseaux et de nerfs, dans lequel se trouvent éparpillés les follicules ovariens, spécialement dans la région superficielle de cet organe; mais à mesure que les œufs de ces follicules grandissent, ceux-ci font de plus en plus saillie à la surface de l'ovaire; ils restent toujours entourés d'une couche de stroma et l'ovaire tout entier est recouvert par le péritoine. La surface de l'ovaire, d'abord unie, devient bientôt bosselée; les œufs continuant à se développer, il arrive un moment où un grand nombre de follicules présentent la forme d'une sphère volumineuse située en dehors de l'ovaire, auquel elle n'est rattachée que par un pédicule. Ces follicules ovigères prennent alors le nom de calices et ils se constituent, en allant de dehors en dedans : 1° de la couche péritonéale qui recouvre tout l'ovaire; 2° d'une lame mince de tissu conjonctif (stroma), où se ramifient les vaisseaux formant autour de la capsule ovigère un réseau vasculaire très-serré; 3° d'une membrane anhiste tapissée d'une couche de cellules épithéliales, correspondant à la membrane anhiste et à la membrane granuleuse du follicule de de Graaf; 4° enfin, de l'œuf dont j'examinerai plus loin la constitution.

Quand l'œuf a atteint son volume définitif, on voit les vaisseaux sanguins des parois du calice s'atrophier suivant une zone circulaire; il en résulte qu'il se forme tout autour du calice une bande blanchâtre qui a reçu le nom de *stigma*. C'est suivant cette ligne que le calice se déchire, et l'œuf, formé de ses parties essentielles qui sont le vitellus et la vésicule germinative, et entouré de la membrane vitelline, tombe dans l'entonnoir.

I. — CONSTITUTION DE L'OEUF.

Quand il est arrivé à maturité, et que le calice qui le renferme est sur le point de se rompre pour le laisser échapper, l'œuf présente une composition

assez complexe, si on le compare à celui des mammifères et des animaux inférieurs. A ce moment, on reconnaît à la surface du jaune une tache blanchâtre, qui tranche sur le fond jaune de la masse vitelline : c'est la cicatrice ; c'est elle qui sera le siège des premiers phénomènes embryonnaires, et c'est la substance de la cicatrice qui formera les premiers rudiments de l'embryon.

Si l'on examine au microscope la cicatrice d'un œuf un peu moins avancé dans son développement, on y reconnaît tout d'abord la vésicule germinative découverte par Purkinje ¹ dès 1825, et que l'on désigne souvent sous le nom de ce savant. Elle présente généralement dans l'œuf de la poule une forme sphéroïdale et un diamètre de 4 à 5 millimètres. Logée au centre de la cicatrice, la vésicule germinative fait légèrement saillie vers l'extérieur et aussi vers l'intérieur de l'œuf, et c'est à cause de cette particularité que Purkinje distingua dans la partie centrale de la cicatrice une partie plus épaisse qu'il désigna sous le nom de *cumulus*. Pander ² l'avait reconnue quelque temps avant lui, et l'avait appelée le *noyau* ; enfin, von Baër ³, adoptant les dénominations proposées par Purkinje, distingua dans la cicatrice, qu'il désignait sous le nom de *couche prolifère*, un *cumulus* et un *disque*. Le disque est cet anneau mince de substance blanchâtre qui entoure l'épaississement central de la cicatrice.

Si on l'examine au microscope, on trouve que la cicatrice renferme une vésicule transparente et incolore, circonscrite par un contour très-net. C'est elle qui attire tout d'abord l'attention ; on la distingue à l'œil nu, apparaissant dans la cicatrice comme une petite ouverture. La vésicule germinative renferme un liquide albuminoïde diaphane, et le plus souvent, il n'est pas possible d'y rien reconnaître, quand l'œuf a atteint sa maturité, que l'on puisse comparer à la tache de Wagner de l'œuf des mammifères. Mais, dans d'autres cas, on y trouve des vésicules plus petites, comme c'est le cas pour l'œuf du *Râle d'eau* ; ou bien une grande vésicule transparente tenant elle-même en

¹ Purkinje, *Symbolæ ad ovi avium historiam ante incubationem*. Leipzig, 1825.

² Pander, *Historia metamorphoseos quam ovum incubatum prioribus quinque diebus subit*. Isis, p. 4529 ; 1817.

³ Von Baër, *Ueber Entwicklungsgeschichte der Thiere*. Königsberg, 1828.

suspension quelques granulations formées d'une substance très-réfringente; c'est ce que l'on observe dans l'œuf du *Roitelet*. Cette vésicule ou ces vésicules représentent évidemment la tache de Wagner.

Autour de la vésicule germinative, on trouve la substance propre de la cicatricule; c'est un liquide visqueux, incolore et transparent, quoique finement granuleux, tenant en suspension des globules vitellins et de petites gouttelettes assez réfringentes; en un mot, ce liquide présente les plus grandes analogies avec le vitellus de l'œuf des mammifères; et ce rapprochement n'a échappé à aucun des naturalistes qui ont fait de la cicatricule une étude microscopique. J'attache une grande importance à la constatation de ce rapport; il me paraît avoir une haute portée dans la solution de la question qui traite de la signification des divers éléments constitutifs de l'œuf.

La partie centrale du jaune est formée d'un noyau pâle, presque transparent, que Purkinje désignait sous le nom de *latebra*. Il est relié à la cicatricule par une sorte de canal creusé dans la substance du jaune et rempli du même liquide blanchâtre. Si on suit le canal en partant du noyau, on le voit se rétrécir d'abord, pour s'élargir ensuite, à mesure qu'il s'approche de la cicatricule en formant une espèce d'entonnoir. Ce canal a reçu le nom de canal vitellin. Dans un jaune d'œuf durci par la cuisson et coupé suivant un plan diamétral passant par la cicatricule, on reconnaît très-bien ces diverses parties; la substance qui remplit le *latebra* et le canal vitellin acquièrent une couleur blanche qui contraste avec le jaune du reste du vitellus.

Si l'on examine au microscope la substance qui remplit le *latebra* et le canal vitellin, on voit qu'elle se constitue presque exclusivement de vésicules transparentes, les unes arrondies, les autres polygonales; elles sont circonscrites par une membrane très-nette et renferment un liquide parfaitement transparent, tenant en suspension un ou plusieurs corpuscules réfringents, de dimensions très-diverses, et que l'on serait tenté de considérer comme de la graisse, si elles n'étaient insolubles dans l'éther. Il est nécessaire d'éviter l'emploi de l'eau pour l'étude de ces éléments; elle y pénètre par endosmose et fait bientôt crever les parois de ces vésicules délicates. Ces vésicules ont été considérées comme de vraies cellules; mais il est incontestable qu'elles

n'ont de commun, avec les éléments constitutifs des tissus, que l'apparence extérieure. M. Gegenbauer ¹ a démontré, en étudiant leur mode de développement, qu'ils ne sont que des granules vitellins modifiés.

Autour du noyau pâle rempli de cette substance transparente, se trouve le jaune proprement dit, formé de strates concentriques, les unes plus pâles, les autres plus foncées, dont le nombre et l'épaisseur varient avec le volume de l'œuf. Examinée au microscope, la substance du jaune se montre constituée de vésicules dont les parois sont d'une extrême délicatesse; généralement leur forme est irrégulièrement polygonale, et leur diamètre varie de 0,02 à 0,06^{mm}. Leur contenu est uniformément granuleux et présente une coloration jaune plus ou moins foncée. Les caractères de ces vésicules les distinguent donc beaucoup de celles qui remplissent le *latebra* et le canal vitellin. Il est impossible de distinguer un noyau, dans le liquide uniformément chargé de petites granulations qui remplit leur cavité, et, à première vue, on reconnaît que ces vésicules ne renferment pas les éléments constitutifs des cellules véritables; leur développement montre clairement qu'elles ne sont pas même des cellules déformées, en voie de désorganisation.

L'œuf est circonscrit par une membrane qui a reçu, de ceux qui ont les premiers étudié la constitution de l'œuf, le nom de *membrane vitelline*. Ce nom a été ensuite indifféremment appliqué par beaucoup d'anatomistes à la membrane d'un œuf quelconque, quels que soit, du reste, sa structure et son mode de formation; on ne s'occupait guère de la question de savoir si, dans tous les œufs, la membrane enveloppante présente la même signification. Mais il est absolument nécessaire de donner à ce mot une *signification déterminée*; la membrane vitelline est à l'œuf ce que la membrane cellulaire est à la cellule; et pour que l'on puisse donner ce nom à une enveloppe de l'œuf, il faut qu'il soit démontré que cette membrane se forme à la manière des membranes cellulaires. Comme je le montrerai plus loin, en étudiant son mode de formation, la membrane qui entoure immédiatement le vitellus de l'œuf des oiseaux mérite parfaitement ce nom. Elle présente une épaisseur très-variable, directement en rapport avec le volume de l'œuf.

¹ Gegenbauer, *Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbelthier-Eier mit partielle Dottertheilung*. MULLER'S ARCHIV., 1861.

Il reste à examiner quelles sont les parties accessoires de l'œuf, et comment elles se forment.

L'œuf, constitué de ces différentes parties, tombe dans l'oviducte, après la rupture des parois du calice où il a pris naissance. C'est dans l'oviducte qu'il s'entoure des diverses parties accessoires qui environnent le vitellus au moment de la ponte.

Il y a lieu de distinguer dans l'oviducte cinq régions distinctes : 1° *l'entonnoir*, retenu aux parois abdominales par des ligaments particuliers, et organisé de façon à pouvoir saisir en quelque sorte l'œuf élaboré dans un calice et sur le point de devenir libre ; 2° *la trompe*, ou *transmetteur*, est un canal court et étroit, que l'œuf traverse rapidement pour pénétrer dans la région suivante ; 3° cette région est *la chambre albuminipare*, où il s'entoure du blanc ou albumine. On sait depuis longtemps que la première couche qui se dépose se caractérise par une densité toute spéciale et qu'elle présente aux deux pôles de l'œuf un prolongement enroulé désigné sous le nom de *Chalazes* ; 4° dans une portion suivante de l'oviducte se forment les membranes coquillières ; 5° enfin, dans une dernière région, où l'œuf séjourne plus longtemps que dans toutes les autres, il s'entoure de la coque calcaire. Cette partie du tube a reçu le nom de *chambre coquillière*.

Dans toute sa longueur, les parois de l'oviducte se constituent essentiellement de quatre tuniques qui sont, en allant de l'extérieur vers l'intérieur : 1° une tunique péritonéale qui a reçu un nom particulier ; on la désigne sous le nom de *mesometrium* ; 2° une tunique musculaire, qui renferme à la fois des fibres longitudinales, des fibres circulaires et des fibres obliques. L'épaisseur de cette couche varie d'un point à l'autre du canal ; elle est maximum à la partie inférieure de l'oviducte, où elle doit déterminer l'évacuation de l'œuf ; 3° une tunique cellulo-vasculaire, formée d'un tissu conjonctif où se ramifient les vaisseaux et les nerfs ; 4° une tunique muqueuse, qui présente, dans les diverses parties de l'oviducte, des particularités propres, d'où il résulte que les différentes parties de l'oviducte sont distinctes, au point de vue anatomique tout aussi bien qu'au point de vue physiologique. *L'épithélium de l'entonnoir* est formé de cellules vibratiles, qui donnent à cette portion du canal, alors même que l'on fait abstraction de sa forme, un caractère tout

particulier. *La trompe, ou transmetteur*, se distingue plutôt par des caractères négatifs; la muqueuse ne présente rien de particulier; elle n'est pas pourvue de glandes spéciales et elle ne présente que des plis peu prononcés. Il n'en est pas de même de la chambre albuminipare. Si même on fait abstraction de la largeur du tube dans cette région et de la grande épaisseur de ses parois, on trouve encore qu'elle présente, par sa muqueuse, des caractères tout à fait particuliers qui la font reconnaître facilement. La muqueuse est garnie de plis longitudinaux et obliques qui atteignent un grand développement; elle est abondamment pourvue de glandes albuminipares qui sont réunies en grappes ou en paquets et sont entourées d'un réseau capillaire extrêmement serré. Dans l'isthme, qui est cette partie rétrécie de l'oviducte séparant la chambre coquillière de la chambre albuminipare, l'albumine s'entoure des membranes coquillières; la muqueuse présente des plis beaucoup moins développés que dans la partie précédente. Enfin, dans la chambre coquillière, la muqueuse est pourvue de nombreuses villosités qui s'aperçoivent facilement à la loupe. C'est dans l'épaisseur de la substance qui les constitue, que l'on trouve les glandes acineuses composées qui sécrètent un liquide fortement chargé de carbonate de chaux. Celui-ci se précipite à la surface de l'œuf et y forme la coque calcaire.

Aussitôt que l'œuf est parvenu dans la chambre albuminipare, il s'entoure d'une couche d'albumine très-dense, et cette substance se dépose non-seulement autour du vitellus, mais elle est sécrétée aussi en deça et au delà du point occupé par l'œuf. Il en résulte qu'aux deux pôles de l'œuf, la première couche d'albumine se continue en un prolongement que l'on a désigné sous le nom de *Chalazes*; la couche elle-même a été appelée *membrane chalazifère*. Il est à remarquer que la substance albuminoïde qui constitue la membrane en question est beaucoup plus consistante, au moment où elle se dépose, que plus tard, dans l'œuf pondu. Les Chalazes sont généralement contour-nées en spirale, et paraissent n'avoir d'autre fonction que de conserver au jaune, dans la masse d'albumine, qui va se déposer autour de lui, une position fixe et constante. Les ovologistes se sont beaucoup préoccupés de la question de savoir quel rôle jouent ces organes, et comment ils se forment. Il paraît acquis aujourd'hui que c'est par une sorte de rotation que subit l'œuf

autour de son grand axe à l'intérieur de la chambre albuminipare, que les Chalazes acquièrent cet aspect si singulier. Elles existent déjà avec tous les caractères qu'elles présentent dans l'œuf complètement développé, au moment où de nouvelles couches d'albumine viennent se déposer autour de la membrane chalazifère. Cette sécrétion d'albumine se fait avec une grande rapidité, de telle sorte que l'œuf ne séjourne jamais longtemps dans la chambre albuminipare. Quand l'œuf est arrivé dans l'isthme de l'oviducte, le blanc s'entoure d'une membrane, que l'on a désignée sous le nom de *membrane coquillière*. On a cru pendant longtemps qu'elle était un produit de sécrétion particulier, formé dans une partie déterminée du canal excréteur de l'ovaire¹; on pense généralement aujourd'hui que cette membrane se forme aux dépens de la couche externe de l'albumen. Elle a un aspect à la fois finement granuleux et fibrillaire. Après la ponte, cette membrane se dédouble à l'un des pôles de l'œuf; l'air de l'extérieur y pénètre à travers les pores de la coque, pour s'accumuler entre les deux feuillets de la membrane coquillière, et y former une sorte de chambre pneumatique. C'est aux dépens de cet air que l'embryon doit respirer.

Enfin, dans la chambre coquillière, l'œuf s'entoure d'une coque. Les glandes acineuses composées, que l'on trouve dans les villosités de la muqueuse, donnent naissance à des cellules fortement chargées de carbonate de chaux. Ce qui est remarquable, c'est que le calcaire, en se déposant, acquiert une forme cristalline plus ou moins régulière. La coque est toujours très-poreuse, alors même que, comme chez l'autruche, elle acquiert une épaisseur considérable et une dureté que l'on pourrait comparer à celle de l'ivoire. C'est là une condition essentielle pour le développement de l'embryon : l'œuf renferme à son intérieur tous les éléments nutritifs nécessaires au développement de l'embryon; mais il faut que celui-ci puisse puiser dans l'air les matériaux dont il a besoin pour respirer : la chaleur, source de toutes les forces de l'organisme, est nécessaire à la vie de l'embryon tout aussi bien qu'à celle de l'adulte, et la chaleur résulte d'une combustion lente par l'oxygène de l'air, des matériaux nutritifs de l'œuf.

¹ Coste, *Développement des corps organisés*, t. 1, p. 296.

Quelquefois d'un blanc de neige, la coque peut présenter les teintes les plus diverses; quelquefois uniformément réparties à la surface de la coque, elles sont plus souvent inégalement distribuées de façon à donner à l'œuf un aspect marbré. Cette coloration serait due, d'après Dickie ¹, à la présence d'un pigment particulier déposé dans des cellules épithéliales superficielles de l'œuf.

L'œuf de l'oiseau se constitue donc de parties essentielles et de parties accessoires :

I. Les *parties essentielles* sont : 1° Une *vésicule germinative*, quelquefois pourvue d'une ou de plusieurs vésicules, représentant la *tache de Wagner*;

2° Un *vitellus* qui comprend : *a.* la *cicatrice*, où il faut distinguer essentiellement deux éléments : un *protoplasme fondamental*, et des *éléments nutritifs* réfringents tenus en suspension dans ce liquide qui sont tout à fait comparables à ceux que contient le vitellus des mammifères; *b.* le *latebra* et le canal vitellin; *c.* le jaune proprement dit déposé en couches concentriques;

3° Une *membrane vitelline* véritable.

II. Les *parties accessoires* sont : 1° une couche *chalazifère*, de nature albuminoïde, dont deux prolongements, contournés en spirale, ont reçu le nom de *Chalazes*; 2° plusieurs couches d'*albumine*; 3° une *membrane coquillière*; simple sur la plus grande partie de la surface de l'œuf, cette membrane se dédouble à l'un des pôles pour former une chambre pneumatique; 4° une coque calcaire plus ou moins épaisse, quelquefois recouverte, plus souvent dépourvue d'une couche de matière colorante.

II. — FORMATION DE L'OEUF.

Purkinje et von Baër ont émis cette opinion, qui eut cours dans la science pendant bien des années, que la première partie formée de l'œuf est la vésicule germinative et que le vitellus ne se dépose que plus tard autour de ce premier élément, pour former avec lui le premier rudiment de l'œuf.

¹ Dickie, *On the structure of the shell of the Egg in Birds, and the nature and seat of the colour.* ANN. OF NAT. HIST., 2^{me} série, 1848, t. II, p. 169.

Schwann¹ fut le premier qui reconnût la vraie signification de l'œuf; il comprit que l'œuf des mammifères est une vraie cellule, dont la vésicule germinative est le noyau, le corpuscule de Wagner, le nucléole. En était-il de même pour l'œuf de l'oiseau? Schwann reconnut entre l'œuf des oiseaux et celui des mammifères des différences considérables; dans le jeune œuf de la poule on trouve, autour de la vésicule germinative, des éléments vésiculaires que l'illustre histologiste considéra comme étant de vraies cellules transparentes; ils tiennent en suspension de petits corps arrondis très-réfringents, assez semblables à des gouttelettes de graisse; mais il laissa indécise la question de savoir si ces corpuscules sont les noyaux des cellules qui les renferment.

Schwann reconnut que, dans des œufs un peu plus avancés, ces cellules sont entourées d'une couche granuleuse décrite d'abord par Purkinje et qui, en réalité, se constitue de cellules à noyau, bien différentes de celles dont il avait observé l'existence à l'intérieur de l'œuf. C'est à la face interne de cette couche cellulaire que se développe, par strates successives, le *jaune* ou vrai *vitellus*. Il se constitue de petites sphères granuleuses, où il n'est pas possible de distinguer un noyau, et M. Schwann ne se prononce pas sur la question de savoir si ces petites masses arrondies sont ou non des cellules. Au moment où le jaune commence à se former, la vésicule germinative, entourée des éléments vitellins particuliers qui constituent la cicatricule, occupe déjà dans la capsule ovarienne une position excentrique: elle se trouve près de la surface, en un point où il ne se forme pas de jaune; il en résulte que chaque couche nouvelle de matière vitelline porte en ce point un trou, qui par la succession des couches se transforme en un canal. Les cellules transparentes, qui à elles seules occupaient primitivement toute la capacité de l'œuf, remplissent ce canal au fur et à mesure qu'il se forme. Plus tard, la couche cellulaire périphérique se dédouble d'après M. Schwann; il s'en forme deux, et tandis que l'externe se transforme en une membrane, après que les cellules qui la constituaient d'abord se sont fondues les unes dans les autres, l'interne disparaît complètement dans l'œuf mûr.

¹ Schwann, *Mikroskopische Untersuchungen*, etc. Berlin, 1859.

Dans son *Manuel de Physiologie*, R. Wagner¹, établit un parallèle complet entre l'œuf des mammifères et celui des oiseaux. L'œuf des oiseaux pris dans son ensemble est une cellule qu'il appelle *cellule vitelline*. Mais cette cellule vitelline en renferme un grand nombre d'autres; toutes les petites masses granuleuses qui constituent le jaune, et les vésicules transparentes du centre de l'œuf sont de vraies cellules, et, d'après lui, la vésicule germinative aurait la même signification: elle serait une cellule complète, dont la tache de Wagner serait le noyau.

R. Wagner, qui avait découvert dans l'œuf des mammifères et dans celui d'un grand nombre d'autres animaux le corpuscule qui porte son nom, attachait à ce petit corps une importance capitale. D'après le célèbre physiologiste, il serait le point de départ de l'œuf; il se formerait en premier lieu, la vésicule germinative ne se déposerait que secondairement autour de la tache germinative, et le dépôt du vitellus autour de la vésicule germinative viendrait terminer la période de formation des parties essentielles de l'œuf.

En 1847 M. Coste² a exposé les résultats de ses recherches sur le mode de formation et la signification de l'œuf des oiseaux; mais il est extrêmement difficile de se faire une idée exacte des opinions de l'auteur, attendu que le mot cellule est pour lui synonyme de vésicule, et qu'il n'entend aucunement désigner sous la dénomination de cellule l'élément histologique constitutif des tissus.

M. Coste a reconnu l'extrême analogie qui existe primitivement entre l'œuf des mammifères et celui des oiseaux; l'un et l'autre se constituent d'un vitellus granuleux, tenant en suspension une vésicule germinative. Mais bientôt il se dépose autour de l'œuf de l'oiseau une couche granuleuse, que M. Coste désigne sous le nom de *couche celluleuse* et il compare les éléments de cette membrane aux cellules de la capsule de de Graaf. Cette couche celluleuse de M. Coste est probablement l'épithélion du follicule. Bientôt il se forme à la face interne de la couche celluleuse une *couche granuleuse*, par condensation des granules vitellins. L'auteur a confondu la membrane propre du follicule

¹ R. Wagner, *Lehrbuch der Physiologie*, I Aufl., § 54.

² Coste, *Histoire générale et particulière des corps organisés*.

avec la membrane vitelline, de sorte que, d'après lui, les cellules épithéliales se trouvent à l'intérieur de l'œuf et elles concourent à former le vitellus. Néanmoins il a reconnu que ces vésicules vitellines, tantôt transparentes, tantôt granuleuses, que tant d'auteurs ont prises pour des cellules véritables, proviennent par modifications successives des granules vitellins primitifs et il croit que les vésicules transparentes, qui remplissent le noyau central du vitellus et le canal vitellin, sont un état de modification moins avancé des globules primitifs que les vésicules granuleuses qui constituent le jaune proprement dit.

Dans un travail assez étendu sur la formation de l'œuf des oiseaux, M. H. Meckel ¹ émit une opinion toute nouvelle : la première partie formée de l'œuf est la vésicule germinative ; autour d'elle se dépose une substance tout à fait comparable au vitellus de l'œuf des mammifères et bientôt elle s'entoure d'une membrane transparente, qui est bien l'analogue de la zone pellucide. Plus tard, la couche épithéliale du follicule donne naissance à une série de lames cellulaires, qui forment autant de strates concentriques autour de l'ovule primitif ; ces cellules se modifient de différentes manières et se transforment en cellules vitellines dont les caractères varient suivant qu'elles sont situées au centre ou à la périphérie du jaune. Il résulte de là que l'œuf de l'oiseau naît dans une capsule comparable à la capsule de de Graaf des mammifères ; mais, quand il s'agit de déterminer la partie qui dans l'œuf de l'oiseau correspond à l'œuf des mammifères, l'auteur se contredit singulièrement. Il commence par soutenir que la *vésicule de Purkinje* des oiseaux représente l'œuf des mammifères, et quelques lignes plus loin, il déclare que dans les tout jeunes follicules, il se dépose autour de la vésicule de Purkinje une substance comparable au vitellus des mammifères, et qui bientôt s'entoure d'une vraie membrane pellucide.

M. Leuckart, en traitant ² la question du mode de formation de l'œuf de l'oiseau et de sa signification, reconnaît l'exactitude de certaines observations de Meckel : primitivement la vésicule de Purkinje est entourée d'un liquide

¹ Meckel, *Zeitschrift für wiss. Zool.*, Band III, p. 420.

² *Handwörterbuch des Phys.*, von R. Wagener. Art. Zeugung.

visqueux et granuleux ; c'est le vitellus primitif qui remplit la partie centrale du jeune follicule et comme chez les mammifères celui-ci se constitue d'une membrane anhiste tapissée d'une couche de cellules épithéliales. Le vitellus primitif augmente, et la vésicule germinative grandit ; mais le jeune œuf ne s'entoure pas, comme l'a cru Meckel, d'une membrane vitelline distincte. La partie externe du vitellus est limitée par un contour très-net ; mais jamais il n'est possible de reconnaître autour de ce vitellus primitif de membrane vitelline. Les cellules épithéliales du follicule donnent naissance à une série de couches cellulaires de nouvelle formation, qui d'abord se développent sur un point déterminé du follicule et refoulent le vitellus primitif avec la vésicule germinative. Ces couches cellulaires successives se modifient pour donner naissance au jaune, et, à un moment donné, sous la lame épithéliale du follicule se développe une membrane anhiste, qui entoure l'œuf composé de ses diverses parties essentielles, la vésicule germinative, le vitellus primitif et le jaune. Cette membrane est véritablement la membrane vitelline.

Il résulte de cette manière de voir que l'œuf des oiseaux ne se confond pas avec le follicule de de Graaf : d'après M. Leuckart, « l'œuf est morphologiquement une cellule ; la membrane vitelline est la membrane cellulaire ; le vitellus représente le contenu de la cellule, et la vésicule de Purkinje avec le corpuscule de Wagner correspond au noyau pourvu de son nucléole. »

Alex. Ecker¹, dans ses *Icones physiologicae*, adopte plus complètement que M. Leuckart les idées de Meckel : la vésicule germinative avec le vitellus primitif (*Bildungsdotter de Reichert*) représente l'œuf des mammifères ; le jaune (*Nahrungsdotter*) se forme aux dépens des cellules épithéliales du follicule qui se multiplient par division et donnent naissance à une série de couches cellulaires ; celles-ci se modifient peu à peu pour former un amas de substances nutritives, en même temps qu'elles perdent peu à peu leurs caractères de cellules.

Dans son *Traité d'anatomie microscopique*, publié en 1854, Kölliker² considère, avec Wagner, l'œuf des oiseaux comme l'analogue de l'œuf des

¹ Alex. Ecker, *Icones physiologicae*.

² Alb. Kölliker, *Mikroskop. anat.*, Band II, Abth. II, § 455, 1854.

mammifères : la membrane vitelline entoure toute la masse du jaune ; seulement, il existe dans le vitellus des oiseaux de vraies cellules, qui constituent même à elles seules toute la masse du jaune. Kölliker émit plus tard des opinions différentes. Allen Thompson, au contraire, compare de nouveau l'œuf de l'oiseau au follicule de de Graaf et, d'après lui, le jaune se constitue de cellules qui représentent la couche granuleuse ; le vitellus primitif n'est pas entouré d'une membrane distincte, mais d'une zone protoplasmique qui présente des caractères particuliers ¹.

M. Hoyer émit, en 1857, une opinion toute différente ; pour lui, l'œuf de l'oiseau est tout à fait l'analogue de l'œuf des autres animaux et des mammifères en particulier ; il se forme de la même manière, et le vitellus ne renferme pas de cellules ².

En 1861, M. Kölliker ³ augmenta encore le nombre des opinions déjà si nombreuses sur le mode de formation et la signification de l'œuf des oiseaux, en soutenant que le jeune œuf comprend : 1° une membrane vitelline tapissée par la couche épithéliale ; 2° un vitellus de formation et un vitellus de nutrition ; 3° une vésicule germinative. Il considère donc la couche épithéliale comme constituant une partie intégrante de l'œuf, qui devient ainsi, quoi qu'en dise M. Kölliker, non pas une cellule simple, mais un véritable agrégat de cellules.

Enfin, M. Gegenbauer, dans un travail extrêmement remarquable, publié en 1864, déclare que les plus jeunes œufs qu'il a pu découvrir se sont toujours montrés entourés d'une couche de cellules épithéliales, supportées par une membrane anhiste, et que, dès le début, le jeune œuf apparaît comme une cellule dont le noyau doit devenir la vésicule germinative. Seulement, *cette cellule est dépourvue de membrane*. Tous les éléments du follicule grandissent, et il arrive un moment où l'on trouve au centre du follicule un œuf qui présente tous les caractères d'un œuf de mammifère, entouré d'une couche de cellules épithéliales, entièrement semblables aux cellules primitives de la capsule de de Graaf des mammifères. Le vitellus de

¹ Allen Thompson, *Todd's Cycloped. of Anat.*, vol. V. *Suppl.*, 1855.

² Hoyer, *Müller's Archiv.*, 1858, s. 52.

³ Kölliker, *Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere*, 1861, p. 24.

L'œuf tient en suspension des granules vitellins et de petits globules qui, en grandissant, acquièrent une forme vésiculaire; ce sont ces éléments vésiculaires qui vont se transformer en vésicules pourvues d'un ou de plusieurs corpuscules réfringents qui remplissent le latebra et le canal vitellin; ou bien, après s'être modifiés peu à peu, ils donnent naissance aux vésicules granuleuses qui forment le jaune proprement dit. Dès le début, il existe autour de l'œuf une zone de protoplasme qui ne se charge pas d'éléments réfringents; c'est elle qui va prendre dans le cours du développement les caractères d'une vraie membrane vitelline. Une partie du protoplasme granuleux, celle qui entoure immédiatement la vésicule germinative, conserve ses caractères primitifs; les granules vitellins qu'il tient en suspension ne subissent pas ces métamorphoses, et c'est cette partie du vitellus primitif qui, avec la vésicule germinative, va former la cicatricule. L'œuf de l'oiseau est donc une cellule colossale, qui ne perd pas dans le cours de son développement ses caractères primordiaux et qui ne renferme en elle aucune autre cellule.

Je résume en deux mots ces opinions si nombreuses et si contradictoires :

1° Première apparition de l'œuf.

Purkinje et von Baër ont cru observer que la première partie formée de l'œuf est la vésicule germinative, et que plus tard seulement se forme le vitellus. Meckel et Ecker ont adopté cette manière de voir, tandis que R. Wagner, après avoir découvert le corpuscule qui porte son nom, considéra celui-ci comme la première partie formée de l'œuf : autour de lui se formerait la vésicule germinative, qui, plus tard encore, s'entourerait du vitellus. Cette opinion cadrerait parfaitement avec la théorie de la formation des cellules, telle que M. Schwann venait de l'exposer. Coste défendit l'opinion que l'œuf est d'abord un petit corpuscule solide, dont la couche externe se soulève en une membrane distincte, tandis que la partie centrale va former le noyau; entre le noyau et la membrane se dépose le vitellus. De la même manière le noyau donne naissance à la vésicule germinative et au corpuscule de Wagner. D'après MM. Leuckart, Kölliker et Gegenbauer, l'œuf se constitue dès le début de ses trois éléments essentiels : le vitellus, la vésicule germinative et la tache de Wagner.

2° Formation du vitellus.

M. Schwann défendit l'idée que les vésicules transparentes qui remplissent le latebra et le canal vitellin sont de vraies cellules; mais il ne s'est pas prononcé sur la question de savoir si les éléments vésiculaires qui constituent le jaune ont la même signification. R. Wagner, tout en considérant l'ensemble de l'œuf comme une cellule unique, admet que le vitellus est formé d'un grand nombre de cellules, et il accorde à la vésicule germinative la même valeur histologique qu'à l'œuf tout entier. Meckel, Ecker et Allen Thompson comparent l'œuf de l'oiseau à la capsule de de Graaf des mammifères; la couche prolifère est l'œuf proprement dit, et le jaune se constitue des cellules de la couche granuleuse. Leuckart et Kölliker admettent l'existence dans le jaune de cellules véritables; mais ils n'assimilent pas l'œuf des ovipares à un follicule de mammifère; la membrane vitelline de l'œuf des oiseaux se forme en deçà de la couche épithéliale de la capsule.

Il résulte des recherches de Coste, de Hoyer et surtout des belles observations de M. Gegenbauer, que les éléments vésiculaires du vitellus ne sont pas de vraies cellules et qu'ils se forment aux dépens des granules vitellins dont la tuméfaction est accompagnée de modifications profondes de tous leurs caractères. Pour Hoyer comme pour Gegenbauer, l'œuf de l'oiseau est donc une vraie cellule et la membrane vitelline, une vraie membrane cellulaire.

Le problème du mode de formation de l'œuf ovarien en comprend en réalité plusieurs : j'examinerai successivement les quatre questions que voici : 1° Comment se forment les premiers rudiments de l'œuf? 2° Comment le vitellus primitif acquiert-il peu à peu les caractères qu'il présente dans l'œuf mûr? 3° Comment se forme la cicatricule? 4° Quand et comment se forme la membrane vitelline?

I. Comment se forment les premiers rudiments de l'œuf?

Je n'ai jamais rencontré dans le stroma de l'ovaire ni jeune œuf, ni aucune partie d'un jeune œuf qui ne fût entouré d'une couche de cellules épithéliales

supportées par une tunique propre sans structure. J'ai fait mes observations sur plusieurs oiseaux, mais plus spécialement sur *le roitelet*, la *poule*, le *héron* et le *râle d'eau*. Pour éviter l'altération des parties délicates par les liquides employés, j'ai suivi dans l'étude de l'ovaire de l'oiseau le procédé préconisé par M. Pflüger; j'ai employé des solutions titrées de chromate acide et neutre de potasse. Les jeunes follicules apparaissent alors avec une clarté remarquable; les belles cellules épithéliales se montrent d'une transparence parfaite, pourvues, comme chez les mammifères, d'un noyau généralement ovale et toujours brillant. Les plus jeunes follicules que j'ai pu rencontrer présentaient déjà, à leur centre, un jeune œuf formé de toutes ses parties essentielles: son noyau clair et arrondi présentait les caractères d'une jeune vésicule germinative; mais son contenu offre quelques variations dans la classe des oiseaux. Quelquefois on ne distingue à l'intérieur de la vésicule germinative, ni granulations, ni corpuscule, ni vésicule: dans le jeune œuf de la poule, par exemple, on n'observe aucune partie que l'on puisse comparer au corpuscule de Wagner. Mais je ne puis admettre avec M. Gegenbauer qu'il n'existe jamais dans la vésicule germinative des oiseaux de corpuscule de Wagner. Dans la vésicule germinative des jeunes œufs de roitelet (pl. II, fig. 26), j'ai toujours trouvé, soit une vésicule centrale unique, remplie de granulations ou de quelques petits corpuscules, soit plusieurs globules maintenus en suspension dans le liquide de la vésicule de Purkinje. Les jeunes œufs du râle d'eau présentent constamment le même caractère. Je crois donc que l'absence de tache germinative est plutôt une exception qu'une règle générale.

La vésicule germinative est-elle pourvue, dans les jeunes œufs, d'une membrane distincte et mérite-t-elle le nom de vésicule? Je ne le pense pas. Que l'on ouvre un jeune œuf de façon à isoler la vésicule germinative, et que l'on vienne ensuite à comprimer de plus en plus fortement cette vésicule, on ne voit jamais une déchirure brusque se produire, de façon à permettre au contenu de s'écouler; on voit, au contraire, le liquide visqueux et dense qui la constitue s'étendre peu à peu; la masse, d'abord arrondie, se déforme, s'aplatit complètement, et reprend petit à petit sa forme primitive si l'on vient à faire cesser la pression que l'on faisait peser sur elle. D'un autre côté, il

n'est pas possible de distinguer un double contour autour de cette vésicule; de sorte que je crois que primitivement la vésicule germinative est un petit corps arrondi, constitué d'un liquide visqueux très-dense, mais qu'elle n'est pas limitée par une membrane proprement dite. Cette membrane se forme plus tard.

Quant au vitellus primitif, il est formé d'un liquide visqueux, de nature protoplasmatique, transparent et incolore, et de granules réfringents, plus ou moins volumineux, dont le nombre varie d'après le degré de développement de l'œuf. Il est impossible de méconnaître l'extrême analogie qui existe entre les caractères du vitellus de ce jeune œuf et celui que présente l'œuf des mammifères, au moment où les follicules viennent de s'isoler par la division des tubes ovariens. J'ai toujours observé ces granules et ces globules vitellins, même dans les plus jeunes œufs.

Je partage complètement les doutes de M. Gegenbauer au sujet de l'existence d'une membrane autour des jeunes œufs; rien n'indique cette membrane, et tandis que les cellules épithéliales se montrent toujours limitées par un contour net et foncé, nous voyons la cellule-œuf manquer complètement d'un contour propre, la substance vitelline s'engager dans les sillons que laissent entre elles les cellules épithéliales voisines, et se mouler pour ainsi dire sur elles. L'absence de membrane cellulaire autour du jeune œuf n'a rien qui doive étonner, aujourd'hui qu'il est unanimement reconnu que la membrane cellulaire est une partie secondaire de la cellule, et qu'en général les jeunes cellules en sont complètement dépourvues. Est-il étonnant dès lors que le jeune œuf ne présente pas, au début, de membrane vitelline? Ce fait est du reste conforme à ce que j'ai observé chez les animaux inférieurs, où l'œuf est toujours primitivement une cellule protoplasmatique sans membrane, qui se forme aux dépens d'une masse protoplasmatique à noyaux. J'ai démontré qu'il en est de même chez les mammifères, et le jeune follicule ovarien de l'oiseau est constitué absolument comme celui des mammifères. Dans l'un et dans l'autre on trouve une membrane tapissée d'une couche de cellules épithéliales, et le centre du follicule est rempli par un jeune œuf qui, à son début, présente dans les deux classes des caractères identiques.

D'où viennent ces follicules et comment se forment ces œufs?

Aucune observation n'a été faite sur ce sujet et les recherches que j'ai faites pour résoudre cette question ne m'ont conduit à aucun résultat certain; je n'ai pu réussir à découvrir la structure tubuleuse de l'ovaire de l'oiseau. Mais, si l'on tient compte de ce fait, *que jamais on ne rencontre dans l'ovaire de jeune œuf isolé dans le stroma et que l'analogie la plus complète existe entre les plus jeunes follicules de l'oiseau et ceux des mammifères*, on pourra considérer, non comme démontré, mais comme extrêmement probable, que le mode de formation des follicules aussi bien que le mode d'oogenèse sont identiques dans ces deux classes. On démontrera peut-être un jour qu'à un certain moment de son développement l'ovaire de l'oiseau est formé de tubes qui, en se divisant, donnent naissance aux follicules; que les jeunes œufs se forment dans un point particulier de ces tubes aux dépens d'un protoplasme commun, tenant en suspension des noyaux, et qu'ainsi l'œuf se forme également chez les oiseaux d'après un procédé qui est le même pour le règne animal tout entier.

II. — *Comment le vitellus primitif acquiert-il peu à peu les caractères qu'il présente dans l'œuf mûr?*

Le follicule de de Graaf constitué comme je viens de le dire grandit peu à peu, en conservant tous ses caractères primitifs; la vésicule germinative s'accroît et la masse vitelline augmente en même temps qu'elle se charge de plus en plus de granules et de petits globules vitellins. Une observation qui a une grande importance, et que j'ai pu faire un grand nombre de fois, c'est que ces corpuscules réfringents font complètement défaut dans la couche externe du protoplasme, qui reste claire et transparente. La ligne de démarcation entre la zone périphérique dépourvue de granules et la masse granuleuse centrale est d'autant moins marquée que l'œuf est plus jeune. Dans les œufs qui ont atteint un certain volume, on observe un passage assez brusque entre cette zone externe et la masse vitelline immédiatement sous-jacente, qui est très-chargée de ces éléments vitellins, réfractant fortement la lumière. Au contact même de la vésicule germinative, la masse vitelline se trouve moins chargée de granules et de globules. Ce qui est important à noter aussi, c'est qu'à mesure que l'œuf grandit, les corpuscules vitellins acquièrent des dimen-

sions bien supérieures à celles qu'ils présentaient dans les plus jeunes follicules. J'ai figuré (pl. XI, fig. 27) une capsule ovarienne du roitelet, qui présentait un diamètre de $0,4^{\text{mm}}$. On y reconnaît les diverses particularités que je viens de signaler et on voit distinctement en dehors de la zone externe claire du protoplasme une couche encore unique de cellules épithéliales.

Quant au mode de formation des éléments vésiculaires que renferme le vitellus de l'œuf mûr, j'ai pu vérifier, en tous points, les belles observations que M. Gegenbauer a faites sur ce point et qu'il a consignées dans son travail. Les granules vitellins, qui, dès le début, se trouvent en suspension dans le protoplasme de l'œuf, se transforment en vésicules d'abord limpides et transparentes; leur volume augmente peu à peu, et leur degré de réfringence décroît en même temps. Cette conclusion résulte de l'observation de ces deux faits : 1° si l'on examine le vitellus de jeunes œufs de plus en plus volumineux, on voit les éléments vitellins se tuméfier, grandir successivement et devenir de vraies vésicules; 2° dans un même œuf, en voie de développement, on trouve toutes les transitions entre les éléments vésiculaires et les granules les plus petits (pl. XI, fig. 28). Les vésicules continuent à se développer et leur contenu se modifie lentement. Dans le contenu d'abord clair et limpide de ces vésicules, on voit apparaître un ou plusieurs petits points foncés, qui grandissent eux-mêmes pour devenir de petits corpuscules très-réfringents; ceux-ci restent en suspension dans un liquide homogène et transparent. Ces transformations se produisent dans une région déterminée du vitellus; elles ne s'opèrent pas au contact de la vésicule germinative, où le vitellus conserve ses caractères primitifs.

Dans la région externe du vitellus, en dedans de la zone transparente, les granules primitifs se transforment aussi en vésicules; mais celles-ci subissent une autre métamorphose; quand elles ont atteint un certain volume, elles se troublent; leur contenu devient granuleux, en même temps qu'il acquiert une coloration jaunâtre, qui s'accroît de plus en plus.

Il se forme ainsi, par une série de modifications successives, subies par les éléments vitellins primitifs, des éléments vésiculaires qui, en se pressant les uns contre les autres, se communiquent mutuellement une forme irrégulièrement polygonale. Le mode de formation de ces éléments vésiculaires

démontre clairement que les vésicules transparentes à noyau réfringent, et celles qui constituent presque exclusivement le jaune, n'ont rien de commun avec des cellules dans le sens histologique du mot.

III. — *Comme cette transformation des granules primitifs du vitellus ne se fait pas simultanément dans toute sa masse, mais d'abord à l'un des pôles de l'œuf seulement, il en résulte que cette partie du vitellus, qui conserve ses caractères primitifs (celle qui entoure immédiatement la vésicule germinative), se trouve bientôt refoulée en dehors de cette autre partie, dont les éléments, en se modifiant progressivement, vont former le jaune ou vitellus nutritif proprement dit. Ce fait nous donne l'explication du mode de formation de la cicatricule; elle n'est qu'une partie non modifiée du vitellus primitif, qui, avec la vésicule germinative, est bientôt refoulée en un point de la surface de l'œuf; cette partie est essentiellement formée de protoplasme et d'éléments nutritifs, de globules vitellins, en suspension dans ce liquide.*

En résumé donc, les éléments vésiculaires du vitellus d'un œuf mûr ne sont que des granules vitellins modifiés; la cellule-œuf, puisant dans le sang qui la baigne les éléments dont elle a besoin, élabore un produit particulier, qui est de la substance nutritive, absolument comme toute autre cellule glandulaire puise dans le liquide nourricier les matériaux nécessaires à l'élaboration des produits qu'elle sécrète. Les éléments vitellins sont plus ou moins complètement élaborés, d'après le rôle qu'ils auront à jouer dans le cours du développement : quand ils sont destinés à nourrir les toutes premières cellules embryonnaires, ils conservent leur forme de granules et de petits globules, qui restent suspendus dans le protoplasme; quand, au contraire, ils sont destinés à nourrir l'embryon, ils sont élaborés plus complètement; ils prennent une forme vésiculaire et occupent dans l'œuf une place distincte, en dehors du protoplasme; ils constituent par leur ensemble ce que Reichert a désigné sous le nom de *vitellus de nutrition*.

Je ferai remarquer dès à présent que le nom de *vitellus de formation*, donné à la substance qui constitue la cicatricule, par opposition avec la substance du jaune, me paraît très-mal choisi, pour ce motif surtout que,

dans la substance de la couche prolifère, il faut distinguer deux éléments différents : un protoplasme fondamental et des éléments nutritifs, qui seront employés à la nutrition des cellules du blastoderme ; c'est la combustion de ces éléments qui produira la force vive capable de donner aux premières cellules embryonnaires une forme déterminée et de produire leur scission. Le mode de formation du jaune démontre à l'évidence que les éléments nutritifs en suspension dans la cicatricule ont la même signification que les éléments vésiculaires que M. Reichert appelle seuls *vitellus de nutrition*. Je ne puis accepter ce nom de vitellus de nutrition appliqué au jaune, par opposition à la substance complexe de la couche prolifère, parce qu'elle aussi renferme du *vitellus de nutrition*.

IV. — Comment se forme la membrane vitelline ?

J'ai déjà fait observer (pl. XI, fig. 27) que, dès le début, le jeune œuf présente à sa périphérie une couche protoplasmique dépourvue d'éléments nutritifs. Cette couche n'est pas une membrane ; le jeune œuf en est complètement dépourvu, et il est impossible de découvrir la limite interne de cette zone périphérique de l'œuf.

M. Gegenbauer a démontré que cette zone se délimite de plus en plus nettement ; que sa densité augmente rapidement et que bientôt elle se montre avec les caractères d'une vraie membrane vitelline. Dans des œufs de poule qui ont atteint un diamètre de 4 à 6 millimètres, elle a acquis une grande résistance. Cette membrane du jaune est donc une *vraie membrane vitelline*.

III. — PREMIERS PHÉNOMÈNES EMBRYONNAIRES.

Avant la fécondation, la vésicule germinative semble disparaître ; von Baër et Purkinje l'avaient déjà reconnu, et ils en avaient conclu que ce phénomène est tout à fait indépendant de l'action des spermatozoïdes : von Baër, qui l'avait observé plusieurs fois, citait à l'appui de son opinion ce fait, que la vésicule germinative disparaît dans les œufs pondus par les poules, qui vivent isolées du mâle, tout aussi bien que dans ceux qui ont été fécondés. La disparition de la vésicule germinative, qu'elle soit apparente ou réelle,

est donc indépendante de la fécondation et l'on ne peut considérer ce phénomène comme un premier phénomène embryonnaire.

Pendant bien longtemps on a cru que les oiseaux ne présentaient pas le phénomène du fractionnement du vitellus, d'abord observé dans les œufs de la grenouille par Prévost et Dumas ¹, et plus tard chez les poissons par Rusconi ² et von Baër ³; Dumortier, von Siebold, Van Beneden et Windischmann reconnurent les premiers ce phénomène chez des animaux sans vertèbres ⁴. Les oiseaux ne présentent pas en effet le phénomène du fractionnement total; mais les recherches de Bergman et de Coste ont montré qu'il se produit chez les oiseaux, aux dépens de la cicatricule, une segmentation en tous points comparable à celle que l'on avait observée chez les poissons et chez beaucoup d'autres animaux ⁵.

Dès 1844 M. Kölliker ⁶ avait décrit le phénomène du fractionnement chez les céphalopodes; il avait reconnu que ce phénomène s'accomplit, non sur toute la surface du vitellus, mais seulement en un point déterminé de cette surface. Ce fractionnement se produisant non pas aux dépens de la masse entière du vitellus, mais aux dépens d'une petite portion seulement de la sphère vitelline, a été désignée par lui sous le nom de « *Partielle Furchung.* » MM. Bergman et Coste ont reconnu que chez l'oiseau le phénomène s'accomplit à peu près comme chez les Céphalopodes. La cicatricule se constitue, comme je l'ai dit, d'une masse protoplasmique fondamentale, *tenant en suspension des éléments nutritifs* destinés à nourrir les premières cellules du blastoderme. J'ai défini plus haut ce qui caractérise, à mon avis, le fractionnement du vitellus; ce phénomène se produit réellement ici, puisque des éléments nutritifs en suspension dans le protoplasme prennent part à la divi-

¹ *Annales des sciences naturelles*, 1^{re} série, t. II, p. 440, pl. VI, 1824.

² *Férussac Bull.*, t. XII, 1827.

³ Von Baër, *Archiv für Anat. und Physiol.*, 1857.

⁴ Dumortier, *Développement des Limnées*; von Siebold, dans BURDACH'S *PHYSIOLOGIE, Développement des Entozoaires*. Trad. franç., t. III, p. 62. — Van Beneden et Windischmann, *Embryogénie des Limaces*. Bruxelles, 1858.

⁵ Coste, *Recherches sur la segmentation de la cicatricule chez les oiseaux, les reptiles écailleux et les poissons cartilagineux*. COMPTES RENDUS DE L'ACAD. DES SCIENCES, 1848, t. XXX, p. 658. — *Histoire gén. et part. du développement des corps organisés*, pl. II.

⁶ Kölliker, *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden*, 1844.

sion de la cellule-œuf; le nom de *fractionnement* partiel est parfaitement choisi pour indiquer qu'une partie seulement du vitellus se divise.

Dès que l'œuf de la poule est arrivé dans cette partie de l'oviducte, où l'albumine commence à s'entourer des membranes coquillières, un sillon se forme à la surface de la cicatrice, divisant en deux portions égales la matière qui la constitue.

Bientôt après, un second sillon, dirigé perpendiculairement au premier, qu'il coupe au centre de la cicatrice, apparaît à sa surface; il s'en forme ensuite deux autres, coupant en deux angles égaux chacun des quatre segments existant en ce moment, et il en résulte huit segments triangulaires, convergeant au centre de la cicatrice, et disposés en rayonnant autour de ce point central. Bientôt il s'opère une division d'une autre nature dans chacun des huit segments triangulaires. Les sommets des huit triangles rayonnants se détachent et forment au centre de la cicatrice huit petits globes, tandis que, à la périphérie, la cicatrice se constitue encore des huit segments qui ont conservé une forme de triangle à sommet tronqué. Ces modifications se produisent généralement dans l'œuf de la poule au moment où, passant dans la chambre coquillière, il commence à s'envelopper d'une coque calcaire.

La segmentation se continue de la même manière; les segments périphériques se divisent par des sillons rayonnants; constamment de nouveaux globes se détachent de leur sommet central, et les huit globes, d'abord isolés, se multiplient par division. Toute la cicatrice se divise enfin en petits globes plus ou moins arrondis, pourvus chacun d'un noyau; ils vont prendre de plus en plus distinctement les caractères de vraies cellules, et ils finiront par former le blastoderme.

Les belles observations de MM. Gegenbauer¹ et Leydig² ont montré que l'œuf des reptiles et des poissons plagiostomes se forme absolument comme

¹ Gegenbauer, *Ueber den Bau und die Entwicklung der Wirbelthiereier mit partielle Dottertheilung* (MULLER'S ARCHIV. FÜR ANAT. UND PHYS., 1861, p. 491).

² Fr. Leydig, *Beiträge zur mikroskopische Anatomie der Rochen und Haie*. Leipzig, 1852, p. 87.

celui de l'oiseau ; que ces œufs se constituent des mêmes parties , et il résulte des recherches de MM. Coste ¹, Clark ² et Lereboullet ³ que les premiers phénomènes embryonnaires s'accomplissent identiquement chez les uns et les autres.

Les seules différences que l'on puisse signaler entre l'œuf des oiseaux et celui des reptiles et des poissons plagiostomes , se rapportent aux parties accessoires de l'œuf , et spécialement à la nature ainsi qu'à la forme de la coque.

¹ Coste, *Recherches sur la segmentation de la cicatricule chez les oiseaux, les reptiles écailleux et les poissons cartilagineux*. COMPTES RENDUS DE L'ACAD. DES SCIENCES , 1850, t. XXX, p. 638.

² Clarke, *Embryology of the turtle*. Dans *Agassiz contributions to the natural history of the United-States of North-America*, vol. II, part. 3.

³ Lereboullet, *Recherches sur le développement du lézard*. ANN. DES SC. NAT., 1862, 4^e série, t. XVII.

DEUXIÈME PARTIE.

ANALOGIES ET DIFFÉRENCES.



Dans la première partie de ce travail, j'ai étudié le mode de formation de l'œuf et sa constitution dans diverses classes du règne animal. Je dois maintenant m'occuper de rechercher les analogies et les différences que présentent l'oogenèse, la composition de l'œuf et les premiers phénomènes embryonnaires dans les différents groupes; de cette étude ressortira clairement la solution du problème de la signification de l'œuf et des divers éléments qui le constituent. Dans la seconde partie de ce travail, je rechercherai quelles sont ces analogies et ces différences, et quelles conclusions l'on doit en tirer au point de vue de la signification comparative des parties de l'œuf et de leur importance.

Cette seconde partie comprend tout naturellement trois chapitres :

- I. Étude comparative de la formation de l'œuf.
- II. Étude comparative de la constitution de l'œuf.
- III. Étude comparative des premiers phénomènes embryonnaires.

CHAPITRE I^{er}.

ÉTUDE COMPARATIVE DE L'OOGÉNÈSE.

Il y a lieu de faire dans ce chapitre une division très-naturelle : j'étudierai comparativement, d'abord le mode de formation du germe, ensuite, les modifications que doit subir le germe pour devenir œuf.

§ I^{er}. — *Formation du germe.*

Quand nous avons étudié la structure du germigène chez les Trématodes, les Cestoïdes et les Turbellariés Rhabdocèles, nous avons reconnu entre ces

différentes classes de vers la plus complète analogie. Le fond du germinogène est toujours occupé par une masse protoplasmique, caractérisée par une transparence plus ou moins parfaite, jointe à un aspect granuleux; et toujours nous avons trouvé dans ce protoplasme des noyaux à nucléole, se multipliant par division. Quand les noyaux ont atteint un certain volume, on voit le protoplasme se délimiter à leur périphérie, former autour de chacun d'eux une couche distincte, et dès lors on y reconnaît des cellules dépourvues de membranes, que j'ai appelées *cellules germinatives*. Leur noyau, généralement un peu moins foncé que leur corps protoplasmique, est la vésicule germinative; leur nucléole, petit corpuscule réfringent, renferme souvent une petite cavité qui apparaît comme une tache pâle: ce nucléole représente évidemment la tache de Wagner.

Chez les *Macrostomum*, les *Prorhynchus* et les *Dinophilus*, ces Turbellariés si intéressants, qui, par la constitution de leur appareil sexuel femelle, font la transition entre les Rhabdocèles, d'un côté, les Dendrocèles (ou Planariés) et les Némertiens, de l'autre, les premiers germes des œufs se forment de la même manière près de l'extrémité aveugle du tube sexuel; et dans les capsules ovariennes des Planariés et des Némertes, les germes se forment encore aux dépens d'un protoplasme commun à noyaux.

L'étude des Nématodes conduit aux mêmes résultats. Chez les *Ascaris*, les *Filaria*, les *Coronella* et bien d'autres encore, où les germes se forment à l'extrémité aveugle du tube ovarien, comme chez les *Trichocéphales*, les *Trichosomes* et les *Trichines*, un liquide protoplasmique commun tenant en suspension les vésicules germinatives se divise peu à peu autour des noyaux primitifs par des sillons qui se développent progressivement. Le rachis, autour duquel les œufs sont insérés, résulte de ce mode de formation des germes et doit recevoir dans ce mode d'oogenèse son explication et sa signification.

Et si des vers nous passons aux crustacés, nous voyons encore partout le même fait se reproduire: que nous considérions les Rotateurs ou les Lernéens, que nous passions des Copépodes aux Édriophthalmes, et de ceux-ci aux Décapodes, nous trouvons toujours que les vésicules germinatives, d'abord éparpillées dans un protoplasme commun, ne s'entourent d'une couche dis-

tincte de ce liquide protoplasmatique que quand elles ont atteint un volume déterminé.

Si nous quittons les animaux inférieurs pour nous occuper de ceux qui se trouvent à la tête de la série animale, nous voyons encore les germes se former dans des tubes aux dépens d'une masse protoplasmatique commune. La disposition des œufs en chaînes, observée chez les mammifères, doit s'expliquer comme la formation du rachis des Nématodes. Chez les mammifères, comme chez les Nématodes, le protoplasme commun, qui tient en suspension des vésicules germinatives, se divise par la formation, à sa surface, de sillons qui vont, en progressant lentement, de la périphérie vers le centre du tube ovarien. La séparation des œufs se fait donc peu à peu, et de là résultent, chez les mammifères, des chaînes d'œufs, chez les Nématodes, des séries d'œufs insérés autour d'une masse centrale restée commune, qui a reçu le nom de rachis.

Les oiseaux, auxquels il faut rattacher les reptiles écailleux ¹, les poissons cartilagineux ² et les mollusques céphalopodes ³, semblent devoir être assimilés, pour le mode d'oogenèse, aux mammifères, qui sont les seuls vertébrés dont le mode de formation de l'œuf est aujourd'hui réellement connu dans tous ses détails.

On peut donc dire que chez tous les vers, chez les crustacés et chez les vertébrés étudiés jusqu'ici, les premiers rudiments de l'œuf se forment de la même manière. Il est probable qu'il en est de même des autres classes du règne animal, et que le procédé que suit la nature pour la production de l'élément reproducteur est unique et uniforme.

Les premiers rudiments de l'œuf (les germes) se forment aux dépens d'un protoplasme commun, tenant en suspension des noyaux cellulaires distincts, capables de se multiplier. On doit considérer cet ensemble comme formé de cellules distinctes par leur noyau, mais confondues par leur corps protoplasmatique. Quand ces noyaux ont atteint un volume déterminé, le protoplasme se délimite autour d'eux en une couche distincte, et, à partir de ce moment,

¹ Gegenbauer, *Müller's Archiv*, 1861.

² Leydig, *Beiträge zur mikroskopischen Anatomie der Rochen und Haie*. Leipzig, 1852.

³ Kölliker, *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden*.

les germes se constituent des parties essentielles d'une cellule : ils possèdent un corps protoplasmatique, un noyau qui est la vésicule germinative du jeune œuf, enfin un corpuscule de Wagner.

Comment se fait cette division du protoplasme ? Il est incontestable que, dans certains cas, ce phénomène s'accomplit par la formation de sillons qui apparaissent d'abord à la surface du protoplasme et s'approfondissent petit à petit. C'est le cas, chez les mammifères, par exemple ; c'est encore ainsi que se délimitent les germes chez un grand nombre de Nématodes, et c'est de la même manière que les germes se séparent lentement de la masse protoplasmatique commune chez certains Trématodes, tels que les Polystomes. Quand la nature suit ce procédé pour l'individualisation des germes, l'on rencontre soit des chaînes d'œufs (mammifères), soit un rachis (Nématodes et Polystomes).

D'autres fois le protoplasme semble se déposer à la fois sur tout le pourtour de la vésicule germinative ; une couche protoplasmatique de plus en plus épaisse semble acquérir, au contact de la vésicule, une densité plus grande que celle que présente le reste du protoplasme. Elle se sépare peu à peu de la masse commune ; mais jamais, dans ce cas, on ne rencontre ni chaînes d'œufs, ni rachis. Le phénomène suit cette marche chez la plupart des Trématodes et des Cestoïdes, chez certains Turbellariés, tels que les Planaires et les Némertes, chez quelques Nématodes, les Trichosomes et les Trichocéphales ; enfin, chez la plupart des crustacés.

Mais quelle est la signification de cette masse protoplasmatique commune à noyaux ? Est-elle un blastème, dans le sens que M. Schwann accordait à ce mot et le mode d'oogenèse est-il un argument en faveur de la théorie de la formation extracellulaire des cellules ? Je ne le crois pas : M. Schneider a démontré que chez les Nématodes le tube ovarien n'est qu'une cellule considérablement agrandie, dont les noyaux se multiplient rapidement, et j'ai observé qu'il en est de même des capsules ovariennes des Turbellariés (*Tetrastemma obscurum*) ? Le protoplasme commun à noyaux n'est que le contenu de cette cellule, chargé des descendants nombreux du noyau de la cellule primitive. Il est difficile de dire, dans un grand nombre de cas, comment les noyaux se multiplient dans la masse protoplasmatique commune ;

mais j'ai observé plusieurs fois, chez des Trématodes et chez des crustacés, des noyaux en voie de multiplication par division.

Différentes opinions émises sur l'oogenèse.

Une opinion qui a joui de beaucoup de faveur dans la science consistait à considérer la vésicule germinative comme étant la première partie formée de l'œuf. Purkinje ¹ et von Baër ² l'ont d'abord émise pour les mammifères et les oiseaux. Bischoff disait dans son magnifique Mémoire sur le développement du lapin : « Das Ei ist keine primäre Zelle, sondern höchst wahrscheinlich eine Umlagerungsbildung um das Keimbläschen als primäre Zelle ³. » H. Meckel ⁴ a défendu la même idée, et Lereboullet ⁵, dans son travail sur l'embryologie comparée du brochet, de la perche et de l'écrevisse, soutient que la première partie formée de l'œuf des poissons est la vésicule germinative. Huxley, Stein, de Quatrefages et bien d'autres naturalistes ont soutenu la même opinion, et M. Leuckart ⁶ disait dans son article *Zeugung*, en résumant son opinion sur le mode de formation de l'œuf : « so möchte sich dieses wohl in den Satz zusammenfassen lassen, dass *das thierische Ei durch Umbildung um das Keimbläschen entstehe. Von allen Eitheilen ist das Keimbläschen das früheste.* »

Nelson ⁷ a soutenu que, chez les Nématodes, il se forme dans la partie aveugle des tubes sexuels des granules ; ceux-ci, en se tuméfiant, deviennent des cellules, de jeunes vésicules primitives, qui, plus tard, s'entourent du vitellus. Et tout récemment M. Milne-Edwards ⁸, partageant la même opinion, disait : « En ce moment, je ne puis entrer dans aucun détail à ce sujet,

¹ Purkinje, *op. cit.*

² Von Baër, *op. cit.*

³ Bischoff, *Entwicklungsgeschichte des Kaninchen-Eies*, p. 141.

⁴ Meckel, *Zeitschrift für wiss. Zool.* Bd. III.

⁵ Lereboullet, *Embryologie comparée du brochet, de la perche et de l'écrevisse*. MÉM. DES SAVANTS ÉTRANGERS DE L'ACADÉMIE DE PARIS.

⁶ Leuckart, art. *Zeugung*, p. 813 du *Handwörterbuch der Physiologie* de R. Wagner.

⁷ Nelson, *The reproduction of the Ascaris Mystax*. PHILOS. TRANS., 1852. Part. II.

⁸ Milne-Edwards, *Leçons de Physiologie*, t. VIII, p. 526.

mais je puis dire, d'une manière générale, que l'œuf est constitué d'abord par la vésicule germinative, autour de laquelle se développe ensuite le vitellus. »

Quoique des noms, qui jouissent d'une grande autorité, s'attachent à cette théorie, je crois que cette opinion ne peut plus être admise aujourd'hui, pas plus que celle de R. Wagner ¹ qui faisait commencer l'œuf par ce corpuscule que l'on voit dans la vésicule germinative sous forme d'une tache opaque, et que l'on désigne sous le nom de *Corpuscule de Wagner*.

Je l'ai dit dans la première partie de mon travail, et il est nécessaire de le répéter ici : le procédé d'oogenèse que Meissner ² avait cru observer chez les Nématodes, et que M. Pflüger ³ avait admis chez les mammifères, en même temps qu'il le regardait comme le procédé général suivi par la nature pour la formation de l'œuf, dans toutes les classes du règne animal, ne peut être considéré comme existant réellement. La théorie de Meissner, ressuscitée par M. Pflüger, repose tout entière sur une interprétation erronée. Toutes les observations faites dans ces dix dernières années sont contraires aux idées de Meissner, et je crois avoir suffisamment démontré que M. Pflüger a mal interprété les phénomènes d'oogenèse observés chez les mammifères.

Il est à peine nécessaire de dire que je ne puis partager l'avis de M. de la Valette Saint-George ⁴ qui a considéré l'œuf des Amphipodes comme étant primitivement une cellule épithéliale. Chez ces crustacés, comme chez tous les animaux que j'ai étudiés à ce point de vue, le germe se forme aux dépens d'un protoplasme commun à noyaux, qui, peu à peu, se divise autour de ces noyaux, pour former avec eux autant de cellules distinctes.

Il résulte de mes recherches que le mode d'oogenèse est identique chez tous les animaux que j'ai étudiés, et que les germes des œufs se développent chez tous d'après le procédé que MM. Claparède, Munk, Schneider et Leuckart ont reconnu chez les vers Nématodes et que MM. Leydig et Claus ont

¹ R. Wagner, *Lehrbuch der Physiologie*, 1 Aufl. S. 54.

² Meissner, *Beiträge zur Anatomie und Physiol. von Mermis albicans*, ZEITSCHRIFT. FÜR WISS. ZOOL. Bd. V. 1853. — Idem, *Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in der Dotter* n° 1. — *Ibid.*, Bd. VI, sept. 1854.

³ Pflüger, *Über die Eierstöcke der Säugethiere*.

⁴ De la Valette St-George, *Studien über die Entwicklung der Amphipoden*.

observé chez quelques crustacés inférieurs. Plusieurs autres naturalistes ont reconnu que les jeunes vésicules germinatives sont séparées par un liquide transparent; MM. Oscar Schmidt et Max Schultze l'ont observé chez les Turbellariés Rhabdocèles; Keferstein chez les Planaires; Cohn chez les rotifères; mais ces derniers n'ont pas considéré ce liquide comme étant la partie essentielle du vitellus; ils font, au contraire, apparaître le vitellus au moment où des granules vitellins commencent à se déposer autour des vésicules germinatives. De là résulte que, tout en ayant remarqué l'existence de ce liquide, que je considère comme la partie essentielle du vitellus, celle qui représente essentiellement le contenu de la cellule-œuf, ils n'ont pas considéré comme moi l'oogenèse. Pour eux, le vitellus consiste dans les granules vitellins, et comme ces granules vitellins se forment après la vésicule germinative, ils ont admis que la vésicule germinative est la première partie formée de l'œuf.

Les corpuscules vitellins sont la partie accessoire du vitellus; ils ne font pas partie intégrante de la cellule-œuf. Au contraire, le liquide protoplasmique qui sépare les jeunes vésicules germinatives est la partie essentielle du vitellus, et, dès le début, elles en sont entourées; de sorte qu'on ne peut admettre que le vitellus se forme après les vésicules germinatives et qu'il ne vient entourer ces vésicules que lorsqu'elles ont atteint un certain degré de développement.

Mais tous les jeunes œufs se forment-ils aux dépens du liquide protoplasmique? Je crois que, dans certains groupes, les germes, formés d'après le procédé général de l'oogenèse, jouissent du pouvoir de se multiplier par division; mais je doute que ceci puisse être admis *en règle générale*.

Comme exemples d'animaux chez lesquels les germes, arrivés à leur maturité, peuvent se diviser, je puis citer le *Distoma Cygnoïdes* parmi les Trématodes, le *Cucullanus elegans* ¹ parmi les Nématodes; enfin, parmi les mammifères, il s'en trouve quelques-uns chez lesquels j'ai vu les jeunes œufs se multiplier par division, après avoir été isolés dans des follicules distincts.

¹ Claparède, *De la formation et de la fécondation des œufs chez les vers Nématodes*. Genève, 1859.

Dans ce cas se trouvent quelques ruminants ¹ et j'ai pu constater le même fait chez le fœtus humain.

§ 2. — *Formation de l'œuf.*

Le germe de l'œuf paraît se former, d'après un procédé uniforme, dans les diverses classes du règne animal. Nous avons à examiner comment l'œuf se complète et comment, peu à peu, il acquiert les caractères qu'il présente quand il est arrivé à maturité.

A une certaine époque du développement, l'ovaire des mammifères se constitue de tubes glandulaires, séparés les uns des autres par du tissu conjonctif, qui constituera plus tard cette partie de l'organe que l'on a désignée sous le nom de *stroma*. M. Pflüger a fait observer, et j'ai pu constater par moi-même, que la partie la plus jeune de ces tubes, celle qui avoisine leur extrémité aveugle, renferme des éléments vésiculaires qui ne sont autre chose que les jeunes vésicules germinatives. Mais ces jeunes vésicules sont séparées les unes des autres par le liquide protoplasmique qui constitue avec elles la substance mère des œufs. Il est à remarquer que dans ce protoplasme commun on trouve déjà de petits corpuscules réfringents et de petites gouttelettes d'apparence grasseuse, qui sont les premiers éléments nutritifs du vitellus. Ces éléments réfringents grandissent à mesure que le germe de l'œuf se dessine davantage, et en même temps leur nombre augmente considérablement. Quand les jeunes œufs, complètement isolés les uns des autres, se sont séquestrés dans autant de follicules distincts par la division des tubes ovariens, leur protoplasme est chargé d'un grand nombre de ces corpuscules réfringents, qui lui enlèvent sa transparence.

Les jeunes follicules ovariens de l'oiseau présentent avec ceux des mammifères une ressemblance telle, qu'il n'est guère possible de révoquer en doute l'identité de formation des uns et des autres.

Ces jeunes follicules, comme ceux des mammifères, renferment chacun

¹ Quincke, *Notizen über die Eierstöcke der Säugethiere*.—*Zeitschrift für wiss. Zool.* Bd. XII; 1862.

un jeune œuf formé d'une cellule protoplasmique sans membrane, dont le protoplasme tient en suspension un grand nombre d'éléments réfringents. Ces éléments existent dans le protoplasme commun à noyaux qui remplit l'extrémité aveugle des tubes ovariens des mammifères, et beaucoup de raisons nous portent à croire qu'il en est de même chez les oiseaux. Il n'y a donc pas chez les vertébrés supérieurs une partie du tube spécialement affectée à la formation des germes, une autre à la production des éléments vitellins : il y a fusion du travail physiologique. D'un autre côté, les éléments vitellins se forment dans le protoplasme même de l'œuf qui puise, dans le liquide sanguin qui le baigne, les éléments nécessaires à leur formation.

Dès le début donc, on trouve dans le vitellus de l'œuf des mammifères, comme dans celui des oiseaux, deux éléments distincts : un protoplasme fondamental faisant partie intégrante de la cellule-œuf, et des éléments nutritifs en suspension dans le protoplasme. Dans le cours du développement de l'œuf de l'oiseau, ces éléments grandissent et deviennent de vraies vésicules, à l'intérieur desquelles on voit apparaître soit un ou plusieurs corpuscules de dimension assez considérable, réfractant fortement la lumière, soit un grand nombre de fines granulations. Ces granulations acquièrent en même temps une coloration jaune plus ou moins accentuée. Les vésicules, en s'agrandissant, se pressent mutuellement ; le protoplasme qui les séparait primitivement disparaît et peut-être est-il employé à former autour de chaque vésicule une membrane distincte ; elles s'accolent en affectant une forme polygonale, et alors on trouve la plus grande partie de la cavité de l'œuf exclusivement remplie de ces éléments vésiculaires qui constituent le jaune ou vitellus de nutrition de Reichert. Le reste du protoplasme, tenant encore en suspension des éléments réfringents primitifs peu modifiés, entoure encore la vésicule germinative et constitue avec elle cette partie que l'on désigne communément sous le nom de *cicatricule* ; c'est elle que von Baër appelait la *couche proligère*. M. Coste a montré que c'est aux dépens de la cicatricule que se forment les premiers rudiments de l'embryon, et M. Reichert, pour rappeler cette fonction spéciale de la substance de la cicatricule, a proposé de lui donner le nom de *vitellus de formation*.

C'est dans la cicatricule que réside dorénavant toute l'activité vitale de

l'œuf; le jaune est un amas de substances nutritives pour l'embryon, dont les premiers rudiments se formeront aux dépens de la couche prolifère. La combustion des éléments nutritifs en suspension dans le protoplasme de la cicatricule fournira les forces vives nécessaires à la formation des premières cellules embryonnaires; le jaune a pour fonction de nourrir les cellules de la couche blastodermique et toutes celles qui en dérivent, et les actions chimiques qui se produiront aux dépens de ces matières, seront la source des forces nécessaires à l'accomplissement de tous les phénomènes de la vie fœtale.

Le protoplasme de la cicatricule est le même qui remplissait primitivement le jeune œuf tout entier; mais, dans une partie de l'œuf primitif, les éléments réfringents, en suspension dans le protoplasme, se sont développés en nombre et en volume, de façon à remplir à eux seuls la plus grande partie de la cavité de l'œuf mûr. De là résulte que le protoplasme, dont la masse n'a guère augmenté, se trouve refoulé en un point de la surface de l'œuf, tenant encore en suspension un certain nombre d'éléments réfringents non modifiés.

C'est cet ensemble d'éléments nutritifs, d'abord tous en suspension dans le protoplasme du jeune œuf, plus tard séparés de telle manière que les uns forment exclusivement le jaune, les autres les corpuscules en suspension dans le protoplasme de la cicatricule, que je propose de désigner sous le nom de *deutoplasme* de l'œuf.

Ce mot *deutoplasme* (de δευτερος second, et de πλασσω, je forme), me semble convenir très-bien pour désigner ces éléments nutritifs du vitellus par opposition à celui de *protoplasme*, qui est à la fois la première partie formée, et aussi celle qui formera les premiers rudiments de l'embryon, les cellules du blastoderme.

Les éléments nutritifs du vitellus, au contraire, ne se forment qu'en second lieu chez beaucoup d'animaux inférieurs, et ils n'interviennent que secondairement et indirectement dans la formation des cellules embryonnaires.

Il est important, je pense, de définir ce que j'entends désigner sous le nom de protoplasme ou de liquide protoplasmatique : c'est une matière formée d'un ou de plusieurs principes albuminoïdes se présentant sous forme d'un liquide visqueux, transparent, quoique finement granuleux, du moins après

la mort. Il jouit essentiellement de la contractilité; il est capable de donner lieu à des mouvements amœboïdes en accusant une vitalité propre. Il existe dans toute cellule vivante, et c'est lui seul qui donne à la cellule le pouvoir de se nourrir et de se multiplier. Enfin, c'est à ses dépens que vont se former les premières cellules de l'embryon, et il constitue, à lui seul, le corps de toute jeune cellule.

Je distingue donc dans le vitellus : 1° le *deutoplasme* qui comprend, outre le vitellus de nutrition de Reichert, les *éléments nutritifs en suspension dans le protoplasme de la cicatricule*; 2° le *protoplasme* qui forme avec la vésicule germinative la cellule-œuf, le germe, qui est véritablement la première cellule de l'embryon.

Je ne puis accepter les noms de vitellus de formation (*Bildungsdotter*) et de vitellus de nutrition (*Nahrungsdotter*), proposés par M. Reichert comme une division applicable à un œuf organisé sur un autre type que celui de l'oiseau; et je crois qu'il sera utile, pour faire comprendre toute ma pensée, de faire voir que la division que je propose est bien différente de celle qui a été établie par M. Reichert.

M. Reichert a proposé le nom de vitellus de nutrition pour désigner le jaune de l'œuf de l'oiseau, celui de vitellus de formation pour indiquer la substance de la cicatricule, qui, comme M. Coste l'a le premier démontré, subit seule le fractionnement. Cette division repose uniquement sur l'étude de la constitution de l'œuf mûr, et sur la considération de ce fait que, dans l'œuf de l'oiseau, le jaune et la cicatricule jouent, dans l'histoire du développement de l'embryon, un rôle complètement différent.

Mais l'étude du développement de l'œuf démontre clairement que les éléments vésiculaires du jaune ont la même signification que ces gouttelettes réfringentes, moins volumineuses, que l'on observe dans le protoplasme de la cicatricule, dans l'œuf complètement développé.

Ces éléments vésiculaires du jaune sont primitivement de simples globules réfringents qui se sont développés d'une manière exceptionnelle, tandis que ces mêmes globules ont conservé dans la cicatricule leurs caractères embryonnaires, si je puis m'exprimer ainsi. Et si l'on considère que ces éléments nutritifs de la cicatricule sont utilisés dans les premiers temps du

développement pour nourrir les premières cellules embryonnaires, et que les éléments du jaune jouent le même rôle un peu plus tard, on devra bien reconnaître que, à certains points de vue, la division de M. Reichert est purement artificielle. Je lui ferai en outre le reproche de ne pas être applicable aux œufs organisés sur un autre type que celui de l'oiseau.

Un œuf de mammifère, de batracien, d'insecte ou de crustacé doit être comparé, physiologiquement du moins, à la cicatricule de l'œuf de l'oiseau, et, par conséquent, il ne peut être question de distinguer dans ces œufs un vitellus de nutrition et un vitellus de formation.

Mais il faut distinguer dans tous ces œufs un élément protoplasmique et des éléments nutritifs; et ces deux principes existent, l'un et l'autre, dans *la cicatricule de l'œuf de l'oiseau*. Il en résulte clairement que la division que je propose est d'une tout autre nature que celle qui a été établie par M. Reichert. Elle ressort de l'étude du mode de formation de l'œuf : chez la plupart des animaux inférieurs, l'œuf est primitivement une simple cellule protoplasmique, et ce n'est que plus tard, dans le cours du développement de l'œuf, que le protoplasme se charge d'éléments nutritifs, deutoplasmatiques. Cette division repose encore sur l'étude du développement embryonnaire, qui nous montre que souvent le protoplasme se sépare des éléments nutritifs du vitellus, pour former à lui seul les cellules blastodermiques, tandis que les éléments deutoplasmatiques servent uniquement à la nutrition de l'embryon. Cette division est donc en même temps anatomique, c'est-à-dire histologique et physiologique, et à cette distinction anatomique et physiologique, correspond une différence chimique des principes constitutifs du vitellus.

Si maintenant l'on compare la formation du vitellus des mammifères avec celui des oiseaux, nous trouvons de grandes analogies, mais aussi des différences. Le germe, chez les mammifères, se développe aux dépens d'un protoplasme fondamental à noyaux, et, dès le début, il tient en suspension des éléments réfringents, nutritifs. Quand, après la division du tube où il a pris naissance, l'œuf se trouve séparé dans un follicule distinct, il présente la même constitution que le jeune œuf de l'oiseau : il comprend la cellule protoplasmique qui est le germe, et des éléments nutritifs en suspension dans

le protoplasme. Le follicule et l'œuf grandissent; le protoplasme se charge de plus en plus d'éléments deutoplasmatiques; mais là s'arrêtent les modifications subies par l'œuf des mammifères. Tandis que dans l'œuf de l'oiseau les éléments deutoplasmatiques vont se développer considérablement, de façon à former dans l'œuf mûr un dépôt de matières nutritives, l'œuf du mammifère est pour ainsi dire arrêté dans son développement; il reste microscopique et conserve à l'état de maturité les caractères que présente l'œuf de l'oiseau dans les premiers temps de son développement. Mais il n'en est pas moins vrai que dans le vitellus de l'œuf des mammifères, comme dans la cicatrice de l'œuf de l'oiseau, il faut distinguer un protoplasme fondamental et des éléments nutritifs en suspension dans ce protoplasme. J'ai fait connaître plus haut la vraie nature de ces éléments réfringents en suspension dans le protoplasme, et il est presque inutile de faire remarquer que, chez les mammifères comme chez les oiseaux, ces éléments se forment bien à l'intérieur du protoplasme, aux dépens d'éléments puisés par l'œuf dans le liquide nourricier qui baigne tous les tissus.

Si des mammifères et des oiseaux on passe à certains animaux inférieurs, aux Crustacés, aux Nématodes, à certains Turbellariés, on voit l'œuf se former comme chez les animaux supérieurs, avec cette différence toutefois, que les germes prennent naissance dans une partie de l'ovaire distincte de celle où se forment les éléments deutoplasmatiques.

Le procédé que suit la nature dans la formation de la partie essentielle de l'œuf est identique dans le règne animal tout entier, et les germes présentent partout les mêmes caractères de cellules protoplasmatiques, dépourvues, à leur début, de membrane cellulaire. A un moment donné, les germes, jusqu'ici complètement transparents, commencent à se charger d'éléments nutritifs réfringents. Mais, tandis que chez les Trématodes, les Cestoïdes et les Turbellariés Rhabdocèles, les éléments deutoplasmatiques se forment en dehors du protoplasme du germe, nous voyons chez les Crustacés, les Nématodes, les Planaires et les Nemertes, *les éléments nutritifs se former, comme chez les animaux supérieurs, dans le protoplasme de la cellule-œuf*, qui fonctionne comme cellule sécrétoire de ces éléments deutoplasmatiques.

Si des Dendrocèles et des Némertiens nous passons aux Prorhynchus, nous

trouvons que les germes, formés absolument comme chez les autres animaux, se chargent d'éléments réfringents, dans une portion spéciale du tube sexuel et se développent à l'intérieur même du protoplasme, absolument comme cela a lieu chez les Planaires. Mais M. Schültze a fait voir que, chez les *Prorhynchus*, une partie des éléments vitellins se forme en dehors du protoplasme de l'œuf dans des cellules distinctes qui, chargées des produits qu'elles ont élaborés, viennent entourer le germe. Plus tard, ces cellules se désorganisent lentement, et les éléments nutritifs sont mis en liberté pour être peu à peu absorbés par le protoplasme de la cellule-œuf.

Nous trouvons évidemment chez cet animal la transition entre ce que nous voyons chez les Planaires et les Némertes où le deutoplasme se développe à l'intérieur même du protoplasme du germe, comme chez les mammifères et les oiseaux, et ce qui se produit chez les Rhabdocèles, où le deutoplasme est tout entier élaboré en dehors du germe, voire même dans une glande distincte. Chez les *Prorhynchus*, une partie des éléments vitellins est élaborée à l'intérieur même du germe, une partie en dehors de lui dans des cellules distinctes.

Venons-en aux vrais Rhabdocèles. Grâce aux belles recherches de M. Oscar Schmidt et de Max Schultze, nous savons aujourd'hui que chez ces animaux une double glande concourt à la formation de l'œuf, qu'il existe chez eux un germigène et une glande qui a reçu le nom de vitellogène. Ce sont les cellules épithéliales de cette glande qui élaborent le deutoplasme. Nous avons montré comment, chez le *Prostomum Caledonicum*, ces éléments nutritifs sont peu à peu absorbés par le protoplasme d'une cellule-germe; ils s'y amassent en quantités de plus en plus considérables, et ainsi le vitellus de l'œuf des Rhabdocèles, comme celui des autres Turbellariés, se constitue de deux éléments distincts : d'un liquide protoplasmatique et d'éléments nutritifs en suspension dans le protoplasme. Seulement, tandis que chez les animaux supérieurs, les éléments deutoplasmatiques se forment dans le protoplasme du germe, ils sont élaborés ici dans une glande distincte pour être peu à peu absorbés par la cellule-œuf.

Chez les Trématodes et les Cestoïdes, comme chez les Turbellariés Rhabdocèles, un germigène et un vitellogène concourent à la formation de l'œuf.

Les éléments nutritifs du vitellus sont élaborés par les cellules épithéliales des glandes dites vitellogènes. Quand ces cellules sont chargées d'éléments deutoplasmatiques, elles traversent le vitellogène et arrivent dans l'ootype; elles vont ensuite se déposer autour d'une cellule germinative pour former avec elle un œuf. Parfois la désorganisation de ces cellules vitellines a lieu après la formation du chorion; mais quelquefois les produits nutritifs sont mis en liberté dans le vitellogène, voire même dans la glande où ils ont pris naissance.

Mais tandis que chez les Turbellariés Rhabdocèles les éléments nutritifs sont peu à peu absorbés par le protoplasme de la cellule-œuf, ils restent constamment distincts l'un de l'autre chez les Trématodes et les Cestoides; les deux éléments constitutifs du vitellus ne se fondent jamais en une masse commune. La cellule-œuf se divise sans que le deutoplasme prenne part à cette division, et peu à peu les cellules embryonnaires absorbent, pour s'en nourrir, les éléments nutritifs qui les entourent de toutes parts.

Il résulte de ce qui précède, que les prétendus vitellogènes sécrètent, non pas le vitellus, mais une partie seulement des éléments constitutifs du vitellus, le deutoplasme de l'œuf. Le nom de vitellogène convient donc très-peu à ces glandes, et je propose de les appeler *deutoplasmigènes*, à raison du produit auquel elles donnent naissance.

Il résulte des belles observations de MM. Claus ¹, Bessels ², Weissman ³, Huxley ⁴, Lubbock ⁵, Leuckart ⁶ et Leydig ⁷ que, chez les insectes aussi, le vitellus est élaboré dans des cellules spéciales. Tantôt, comme chez les Muscides et les Lépidoptères, les cellules vitellines chargées d'éléments nutritifs disparaissent et se fondent complètement dans le protoplasme de l'œuf; tantôt

¹ Claus, *Beobachtungen über die Bildung des Insecteneies*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL. Bd. XIV; 1864.

² Bessels, *Studien über die Entwicklung der Sexualdrüsen bei den Lepidopteren*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL. Bd. XVII; 1867.

³ Weissman, *Die Nachembryonale Entwicklung der Musciden*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL. Bd. XIV; 1864.

⁴ Huxley, *On the agamic reproduction of Aphis* (TRANS. OF THE LINNEAN SOCIETY; 1857).

⁵ Lubbock, *On the ova and pseudova of Insects* (PHIL. TRANS.; 1858).

⁶ Leuckart, *Generationswechsels und Parthenogenesis*. Franckfurt; 1858.

⁷ Leydig, *Der Eierstock und die Samentasche der Insecten*. Dresden; 1866.

ces cellules, situées en dehors de l'œuf, produisent constamment de nouvelles quantités de vitellus, et les éléments qu'elles sécrètent sont amenés jusqu'à l'œuf par un canal spécial.

Pour résumer en quelques mots ce qui est relatif à la formation du vitellus, disons que le vitellus se constitue partout de deux principes distincts : d'un élément protoplasmique qui forme essentiellement le corps de la cellule-œuf, et d'un deutoplasme qui se constitue d'un amas de matières nutritives destiné à nourrir les premières cellules embryonnaires et l'embryon futur. On pourrait diviser l'histoire de l'oogenèse d'un grand nombre d'animaux en deux périodes bien distinctes : la période de formation du germe et la période de formation de l'œuf; dans cette seconde période le germe acquiert généralement des dimensions plus considérables, et les éléments nutritifs viennent s'unir au protoplasme pour former avec lui le vitellus. C'est encore pendant cette seconde période que se forment les membranes de l'œuf, dont il sera question bientôt.

Le germe est la partie essentielle et fondamentale de l'œuf, puisqu'il est le point de départ de l'embryon dont il constitue réellement la première cellule embryonnaire; il se développe, d'après un procédé unique et uniforme, dans les classes les plus diverses du règne animal. Il n'en est pas de même du deutoplasme, qui est la partie accessoire du vitellus et qui ne fait pas partie intégrante de la cellule.

Chez les oiseaux et les mammifères, tout aussi bien que chez un certain nombre d'animaux inférieurs, tels que les Crustacés, les Nématodes, les Planaires et les Némertes, les éléments nutritifs se forment à l'intérieur même du protoplasme du germe, qui puise dans le liquide sanguin ambiant les éléments nécessaires à leur élaboration. Mais chez les animaux supérieurs, un certain nombre de ces éléments se trouvent, dès le début, en suspension dans le protoplasme, de telle manière qu'il n'est pas possible de distinguer dans les tubes ovariens une région spécialement affectée à la formation des germes, une autre au développement des éléments nutritifs du vitellus. Il y a fusion complète du travail physiologique.

Chez les animaux inférieurs, au contraire, le germe est tout d'abord une cellule protoplasmique parfaitement transparente. C'est plus tard seulement

que le protoplasme se charge d'éléments vitellins, soit à la place même où ils ont pris naissance (Némertes et Planaires), soit dans une autre partie de l'ovaire (Crustacés, Nématodes).

Mais quelquefois on trouve, chez les animaux inférieurs, une division de travail bien plus complète : les éléments deutoplasmatiques sont élaborés par des cellules distinctes. Chez les insectes, les Rhabdocèles, les Cestoïdes et les Trématodes, le deutoplasme vient du dehors : il se forme dans les cellules épithéliales de glandes spéciales. Quelquefois les cellules vitellines, chargées des éléments qu'elles ont élaborés, viennent se disposer autour d'une cellule germe, et la désorganisation de ces cellules s'opère dans l'œuf lui-même : un bon nombre de Trématodes et certains insectes, tels que les Muscides [Weissman] et les Lépidoptères [Bessels] se trouvent dans ce cas. D'autres fois les cellules, après avoir sécrété leur produit, se détachent des parois de la glande et crèvent sur place pour mettre leur produit en liberté (certains Trématodes et tous les Cestoïdes). D'autres fois encore les cellules vitellines sont douées d'une vitalité particulière, et, comme le font certaines glandes monocellulaires, elles sécrètent constamment de nouvelles quantités de matières nutritives, sans être obligées de se désorganiser pour mettre en liberté le produit de leur activité (Insectes).

On trouve chez le Prorhynchus, ce Némertien si remarquable décrit par M. Max Schulze, la transition entre ces deux modes de formation du deutoplasme. Une partie des éléments nutritifs se forme dans le protoplasme, une autre dans des cellules distinctes, qui, chargées d'éléments deutoplasmatiques, viennent entourer le germe pour se désorganiser ensuite et mettre en liberté leurs produits, qui, probablement, sont absorbés petit à petit par le protoplasme de l'œuf.

Si nous examinons plus spécialement quel rapport existe entre le mode de formation d'un œuf, formé par une double glande, et un œuf de mammifère ou d'oiseau, nous trouvons : 1° que le germe de l'œuf des vers se forme absolument de la même manière que celui des mammifères et des oiseaux ; 2° mais, tandis que chez les mammifères, le deutoplasme se forme à l'intérieur même du protoplasme de l'œuf, nous voyons chez les vers le deutoplasme se former

dans des glandes spéciales qui méritent bien plutôt le nom de *deutoplasmi-gènes* que celui de *vitellogènes*; 3° dans l'œuf des mammifères et dans celui des oiseaux, une membrane se forme toujours aux dépens de la couche externe du protoplasme de l'œuf. Chez les vers à double glande, tels que les Cestoïdes et les Trématodes, il n'existe jamais autour de l'œuf de membrane vitelline : chez ces animaux inférieurs, l'œuf ne s'entoure que d'une seule membrane qui est toujours un chorion.

Dans l'œuf de l'oiseau, on trouve plusieurs parties accessoires, qui n'ont pas d'analogues dans les œufs des animaux où une double glande concourt à la formation de l'œuf : telles sont l'albumine, les membranes coquillières et la coque.

Nous avons examiné comment se forme le germe de l'œuf et comment se produit le vitellus; nous avons à étudier encore comment se forment les membranes de l'œuf.

Formation des membranes.

Pendant longtemps on a désigné, sous le nom de membrane vitelline, toute enveloppe de l'œuf, sans tenir compte, du reste, ni de sa nature, ni de son mode de formation, ni de sa signification. Ainsi M. Coste, dans son travail sur le développement des êtres organisés, définit la membrane vitelline en disant : « C'est une vésicule close, vivante, dont la paroi, le plus souvent simple, homogène, pellucide, élastique, finement grenue, rarement fibreuse, quelquefois opaque, cornée, rarement couverte de cils vibratiles, hérissée d'épines ou de villosités, toujours privée de cellules et de vaisseaux, renferme dans sa cavité toutes les parties de l'œuf primitif, sans avoir avec elles aucun lien de continuité ¹. »

Aujourd'hui il n'est plus possible d'accepter une semblable définition. Une membrane, pour mériter le nom de membrane vitelline, doit se former d'une certaine manière, et avoir, au point de vue histogénique, une signification déterminée.

Ce nom a été donné tout d'abord à la membrane qui entoure immédiate-

¹ Coste, *Développement des corps organisés*, t. I, 1^{er} fasc., p. 85.

ment le jaune de l'œuf de l'oiseau. Il est important de conserver ce nom à cette membrane et de réserver le nom de membrane vitelline à toute membrane présentant le même mode de formation, la même structure et la même signification que la membrane du jaune de l'œuf des oiseaux. Elle se forme, comme nous l'avons dit, aux dépens de la couche externe du protoplasme de l'œuf, comme une membrane cellulaire se forme aux dépens du protoplasme de la cellule. Elle est donc relativement à l'œuf ce qu'est la membrane cellulaire relativement à la cellule; et, comme l'œuf de l'oiseau est lui-même une cellule qui a pris un développement colossal, il est clair que *la membrane vitelline doit être considérée comme représentant la membrane cellulaire de la cellule-œuf*.

Le nom de *chorion* fut tout d'abord employé pour désigner la membrane externe de l'œuf des mammifères, au moment où il pénètre dans la matrice et où l'on voit apparaître à sa surface les premières villosités. Ce n'est donc que la membrane pellucide modifiée qui change de nom, au moment où dans l'œuf primitif on voit apparaître les premiers rudiments de l'embryon. Mais, comme il est peu rationnel de désigner, sous deux noms différents, une même membrane à deux moments distincts de son évolution, je crois qu'il est utile de désigner, sous le nom de chorion, la membrane pellucide de l'œuf primitif, aussi bien que la membrane pellucide de l'œuf contenant un embryon en voie de développement. Cette membrane de l'œuf des mammifères, perforée à une certaine période de son développement de pores à canalicules, comme la plupart des productions cuticulaires, est sécrétée par les cellules de la couche granuleuse. Je propose de réserver le nom de chorion à *toute membrane anhiste, formée par voie de sécrétion, par les cellules épithéliales de l'ovaire ou de l'oviducte, et destinée à servir d'enveloppe à un œuf arrivé à maturité*.

Chez beaucoup d'animaux inférieurs, l'œuf est toujours entouré d'une double membrane, et beaucoup d'ovologistes désignent invariablement l'externe, sous le nom de chorion, l'interne, sous le nom de membrane vitelline, sans examiner, du reste, quel est le mode de formation de ces membranes. Ce principe ne peut être accepté. Il conduit évidemment à confondre, sous un même nom, des éléments qui ne se forment pas de la même manière, et qui sont loin, par conséquent, d'avoir la même signification. Il est tout aussi

regrettable de voir certains embryogénistes appeler invariablement *membrane vitelline* toute membrane de l'œuf, du moment qu'elle est unique.

Tout œuf mûr est entouré d'une ou de plusieurs enveloppes : tantôt une membrane vitelline existe seule; tantôt un chorion, membrane unique de l'œuf, s'applique immédiatement sur le vitellus; d'autres fois il existe à la fois un chorion et une membrane vitelline. On ne rencontre que rarement plus de deux membranes.

I. On trouve à la fois une membrane vitelline et un chorion (zone pellucide) autour de l'œuf des mammifères. Je ne pourrais fixer le moment exact où cette membrane vitelline se forme autour du jeune œuf qui en est dépourvu au début de son développement; mais ce qui est certain, c'est que, aussitôt après la fécondation, quand le vitellus a subi les premiers fractionnements, il devient assez facile de démontrer l'existence de cette membrane ¹.

D'après les belles recherches de M. Leydig ², les œufs des insectes sont entourés de deux membranes, dont l'une, interne, se forme aux dépens du protoplasme de l'œuf, tandis que l'autre, externe, est une production cuticulaire, un produit de sécrétion des cellules épithéliales du tube ovarien, par conséquent, un vrai *chorion*.

Il existe encore une membrane vitelline et un chorion dans l'œuf de la plupart des Nématodes. D'après les recherches de M. Schneider ³, il existerait, chez quelques-uns de ces animaux, plusieurs membranes vitellines.

II. L'œuf des oiseaux est pourvu d'une membrane vitelline qui s'entoure, dans l'oviducte, de plusieurs couches d'albumine. Il ne se forme dans la capsule de de Graaf, autour de la membrane vitelline, rien que l'on puisse comparer à la zone pellucide (chorion) de l'œuf des mammifères.

Le chorion est une membrane destinée à préserver l'œuf et à le protéger. On comprend qu'elle fasse défaut chez les oiseaux, où l'œuf proprement dit se revêt de plusieurs parties accessoires, parmi lesquelles il s'en trouve qui

¹ Voir plus haut, page 143.

² Fr. Leydig, *Der Eierstock und die Samentasche der Insecten*. Dresden; 1866.

³ Schneider, *Monographie der Nematoden*. Berlin; 1866.

remplissent le même rôle que le chorion et lui sont, par conséquent, physiologiquement analogues.

Le nombre des animaux qui produisent des œufs ayant pour toute enveloppe une membrane vitelline est peu élevé. Je ne puis guère citer, parmi ceux que j'ai étudiés, que les Rotateurs et quelques Nématodes, les Cucullanus, par exemple. Les Rotateurs produisent généralement deux sortes d'œufs; les uns, destinés à passer l'hiver, sont pourvus d'une membrane vitelline et d'une coque épaisse; les autres accomplissent leur évolution dans le corps même de l'animal qui leur a donné naissance, et, n'ayant pas besoin d'être protégés, ils n'ont pour toute enveloppe qu'une simple membrane vitelline. Les œufs de certains Nématodes, comme les Cucullanus, sont également dépourvus de chorion; il est à remarquer que ces animaux sont également vivipares.

III. Enfin il existe beaucoup d'animaux inférieurs dont les œufs sont dépourvus de membrane vitelline et dont l'enveloppe unique est un vrai chorion : tels sont tous les Trématodes et tous les Cestoïdes, beaucoup de Turbellariés et la plupart des Crustacés, parmi lesquels on peut citer les Lernéens, les Copépodes libres, les Amphipodes et les Isopodes.

CHAPITRE II.

ÉTUDE COMPARATIVE DE LA CONSTITUTION DE L'OEUF.

I. *Vésicule germinative*. — Tout œuf est à son début une cellule simple, dont le noyau, que l'on désigne sous le nom de vésicule germinative, ou de vésicule de Purkinje en l'honneur de l'habile physiologiste à qui on en doit la découverte ¹, présente généralement une forme vésiculaire. Primitivement la vésicule germinative possède les caractères d'un noyau de cellule ordinaire : elle est un petit corps généralement transparent, formé d'une substance visqueuse, très-dense, de nature albuminoïde, tenant en suspension un ou plusieurs petits corpuscules réfringents, qui représentent le nucléole.

Dans l'œuf mûr, la vésicule germinative est généralement entourée d'une

¹ Purkinje, *Symbolae ad ovi avium historiam ante incubationem*. Lipsiae; 1825.

membrane extrêmement mince; elle a toujours une forme arrondie, et renferme un liquide albuminoïde parfaitement transparent, et un ou plusieurs corpuscules réfringents appelés corpuscules de Wagner en l'honneur du célèbre physiologiste qui les a découverts.

Les dimensions de la vésicule germinatrice varient autant que celles de l'œuf. R. Wagner, qui fit une étude comparative très-intéressante de la vésicule de Purkinje, a mesuré ses dimensions dans les œufs d'un grand nombre d'animaux, et nous ne pouvons que renvoyer à son travail ¹. Quant à l'ensemble de ses caractères, la vésicule germinative ne présente guère de variations : de toutes les parties de l'œuf elle est la moins variable.

II. *Tache germinative ou corpuscule de Wagner.* — A l'intérieur de la vésicule découverte par Purkinje, R. Wagner constata la présence d'un ou de plusieurs corpuscules, qui y existent avec une constance à peu près égale à celle de la vésicule germinative elle-même. Wagner conclut avec raison de la constance de ces éléments à l'importance de cette partie de l'œuf. Souvent ces corpuscules ne sont que des modifications plus ou moins étendues d'un corpuscule réfringent qui, au début, est généralement unique; ils sont tenus en suspension dans la vésicule germinative primitive et ils représentent le nucléole du germe, de la cellule-œuf.

Les caractères du corpuscule de Wagner varient assez considérablement non-seulement d'un animal à l'autre, mais aussi dans les différents œufs d'un même animal, et dans un même œuf, d'après son degré de développement : tantôt il est unique, et l'on peut dire que c'est là la règle générale; quelquefois il en existe un grand nombre provenant souvent, dans ce cas, d'un corpuscule primitivement unique, mais qui, dans le cours du développement, s'accroît beaucoup et puis se divise (Poissons, Batraciens, Échinodermes).

Le corpuscule de Wagner possède toujours un pouvoir réfringent considérable; mais presque toujours on distingue à son centre une tache pâle, accusant probablement l'existence d'une petite cavité. Je l'ai observée spécialement chez les vers, les Échinodermes (*Asteracanthion rubens*) et chez plusieurs animaux supérieurs.

¹ R. Wagner, *Prodromus*..., p. 15.

Dans certains cas le corpuscule de Wagner paraît être une petite vésicule à contours très-pâles, tenant en suspension quelques corpuscules et quelques granulations réfractant fortement la lumière (oiseaux). D'autres fois la tache de Wagner apparaît comme un amas de granules plus ou moins considérables, accolés les uns aux autres.

Les dimensions du corpuscule de Wagner sont extrêmement variables aussi bien que ses formes. On trouve peu d'œufs où la tache germinative atteigne des proportions aussi considérables que dans l'œuf de certains Rotateurs.

Mais quels que soient le nombre, la constitution, la dimension relative ou absolue du corpuscule, quelle que soit sa forme, il a toujours, au point de vue histologique, la même signification, et il présente toujours primitivement les caractères d'un nucléole ordinaire.

III. *Vitellus*. — Le vitellus de l'œuf est cette partie du contenu de l'œuf qui remplit tout l'espace compris entre la vésicule germinative et la membrane vitelline.

Si l'on examine la composition du vitellus du jeune œuf de l'oiseau, on trouve qu'il se constitue essentiellement de deux éléments que l'on y reconnaît dès le début de son développement : un liquide protoplasmique et des éléments nutritifs, des granules vitellins, des corpuscules albuminoïdes et des gouttelettes de graisse; plus tard on y rencontre des éléments vésiculaires, dont l'ensemble constitue ce que nous avons appelé le *deutoplasme*. Dans tous les œufs, le vitellus se constitue essentiellement de ces deux principes.

Mais ces deux principes n'ont pas la même importance; la partie essentielle, sans laquelle un œuf ne peut pas exister : c'est le *protoplasme*. Il constitue le corps de la cellule dont la vésicule germinative est le noyau. Aussi trouve-t-on dans tout œuf, entre le protoplasme et la vésicule germinative, les mêmes relations; partout le protoplasme se forme de la même manière; partout il a les mêmes caractères physiques d'une masse incolore, transparente, quoique finement granuleuse; toujours il est visqueux et possède une densité assez considérable. Ses caractères chimiques paraissent être partout les mêmes : il est un liquide albuminoïde, se coagulant par l'alcool et se conduisant, vis-à-vis des autres réactifs chimiques, comme les principes

albuminoïdes. Enfin, les mouvements amœboïdes qu'il présente et qui ont été constatés dans l'œuf des mammifères aussi bien que dans celui des poissons, des crustacés et des vers, prouvent irrécusablement qu'il est *une substance vivante et contractile*. Le protoplasme se conduit toujours de la même manière pour la formation des premières cellules de l'embryon et c'est lui qui, en se divisant, forme le corps des premières cellules embryonnaires.

L'autre élément est accessoire; il ne fait pas partie intégrante de la cellule-œuf : un œuf peut fort bien exister sans renfermer d'éléments nutritifs. Je n'en citerai qu'un seul exemple : l'œuf du *Cucullanus elegans* est une simple cellule protoplasmique, dépourvue de deutoplasme, c'est-à-dire d'éléments nutritifs en suspension dans le protoplasme. Mais c'est là un fait exceptionnel : généralement l'œuf ne se constitue pas uniquement d'une cellule protoplasmique : il renferme en outre de la substance nutritive qui doit servir à la nutrition des premières cellules embryonnaires et des premiers rudiments de l'embryon.

Les rapports du deutoplasme et du protoplasme varient considérablement : généralement tous les éléments deutoplasmatiques sont tenus en suspension dans le protoplasme; c'est le cas chez les mammifères, les batraciens, les poissons qui, comme les Cyclostomes, présentent le fractionnement total du vitellus, les Insectes, les Crustacés, les Nématodes et beaucoup de Turbellariés. Quelquefois une partie des éléments nutritifs est tenue en suspension dans le protoplasme; une autre partie se trouve en dehors de lui. Dans ce cas se trouvent les œufs des oiseaux, des reptiles et des poissons cartilagineux. D'autres fois encore il y a séparation complète entre la matière nutritive et le protoplasme, et comme exemple de cette disposition on peut citer les œufs des Trématodes et des Cestoïdes.

Chez les oiseaux et les mammifères, les deux éléments constitutifs du vitellus sont unis dès le début de la formation de l'œuf et la cellule-œuf élabore elle-même les éléments nutritifs; chez la plupart des animaux inférieurs, le protoplasme existe d'abord seul autour de la vésicule germinative, et ce n'est que plus tard que le deutoplasme apparaît dans le protoplasme (Crustacés, Nématodes, Turbellariés). Enfin, il est des animaux où le deutoplasme reste constamment séparé du protoplasme, où le mélange ne se pro-

duit jamais (Trématodes, Cestoides). Les Crustacés et les Nématodes font, sous ce rapport, la transition entre les animaux supérieurs, les Mammifères et les oiseaux d'un côté, et les animaux inférieurs, tels que les Trématodes et les Cestoides de l'autre.

Les caractères du deutoplasme varient beaucoup : tantôt on le trouve dans l'œuf, représenté par des cellules véritables, pourvues d'un noyau et d'un nucléole. Ce fait est facile à constater chez beaucoup de Trématodes, tels que les *Amphistoma*, les *Polystoma* et beaucoup d'autres. M. Max Schultze ¹ l'a observé chez le *Prorhynchus*, et M. Leydig ², dans son *Traité d'histologie comparée*, signale le même fait chez plusieurs Annélides, par exemple chez les *Piscicola*. Weissman ³ et Bessels ⁴ l'ont observé chez les Insectes, le premier chez les Muscides, le second chez les Lépidoptères. Mais peu à peu ces cellules se désorganisent dans l'œuf et leur contenu est mis en liberté. Le deutoplasme de ces œufs présente alors les caractères généraux qu'affecte cette partie du vitellus dans les œufs ordinaires.

Les éléments réfringents dont se constitue le deutoplasme sont, les uns, de nature albuminoïde, les autres, formés de matières grasses. Les gouttelettes de graisse ont des dimensions extrêmement variables dans un même œuf, et leur volume maximum varie aussi beaucoup d'un œuf à un autre. A côté des gouttelettes grasses, que l'on reconnaît par leur solubilité dans l'éther, s'en trouvent d'autres de nature albuminoïde, qui, à raison de leur pouvoir réfringent à peu près égal à celui de la graisse, peuvent être facilement confondus avec les corpuscules gras ; mais ils s'en distinguent toujours par leur insolubilité dans l'éther. La dimension de ces éléments albuminoïdes varie excessivement, et leur nombre l'emporte toujours considérablement sur celui des gouttelettes de graisses ; les petits corpuscules opaques désignés sous le nom de granules vitellins, caractérisés par leur opacité et l'intensité du mouvement brownien auquel ils sont soumis, ne sont que des corpuscules albuminoïdes rudimentaires. Chez les oiseaux, les reptiles et les poissons

¹ Max Schultze, *Beiträge zur Naturgeschichte der Tübellarien*.

² Fr. Leydig, *Histologie des Menschen und der Thiere*, p. 550.

³ Weissman, *Op. cit. Zeitschrift für wiss. Zool.* Bd. XIV; 1864.

⁴ Bessels, *Op. cit. Zeitschrift für wiss. Zool.* Bd. XVII; 1867.

Plagiostomes, ces granules vitellins grandissent rapidement pour devenir de vraies vésicules, qui atteignent des dimensions considérables, en même temps qu'à leur intérieur se développent soit un petit nombre de gouttelettes formées d'une substance très-dense, réfractant fortement la lumière (vitellus incolore), soit une infinité de petits corpuscules ou de granulations très-ténues (vitellus jaune). Ce sont ces éléments vésiculaires qui, dans les œufs à cicatrice, forment toute la masse du jaune proprement dit.

Quelquefois, comme chez beaucoup de poissons osseux, le deutoplasme se résout en une immense gouttelette de nature albuminoïde caractérisée par un pouvoir réfringent considérable, et sa solubilité dans l'eau. Et si l'on vient à déchirer la membrane de l'œuf, au moment où ce liquide arrive au contact de l'eau, il se produit un phénomène difficile à décrire, mais qui rappelle aux yeux ce qui se produit dans l'eau, quand on y laisse tomber une goutte de glycérine.

J'ai constaté souvent que les cellules vitellines des Trématodes sont remplies d'un liquide très-analogue, également soluble dans l'eau. C'est ce liquide qui tient en suspension des éléments réfringents plus ou moins volumineux, et qui constitue dans l'œuf toute la masse deutoplasmatique, après la destruction des membranes cellulaires.

Des recherches chimiques nombreuses ont été faites sur le vitellus des œufs des animaux supérieurs, spécialement des oiseaux. Le jaune de l'œuf de la poule contient plusieurs principes albuminoïdes parmi lesquels de l'albumine en assez grande quantité. Lehmann ¹ y a constaté la présence de la caséine; Dumas et Cahours ² y ont découvert un principe particulier auquel ils ont donné le nom de *vitelline*; et en 1825 M. Chevreul ³ fit connaître deux principes colorants retirés du vitellus : l'un jaune, l'autre rouge.

On y trouve toujours beaucoup de matières grasses : l'*oléine*, la *margarine*, la *cholestérine*, et même la matière grasse contenant du phosphore, appelée *cérébrine*. M. Lehmann a constaté que toujours le vitellus renferme un prin-

¹ Lehmann, *Lehrbuch der Physiologische Chemie*, t. II.

² Dumas et Cahours, *Mém. sur les mat. azotées neutres de l'organisation*. ANN. DE CHIM. ET DE PHYS., 3^e série, t. VI.

³ Chevreul, Art. *OEuf* dans le *Dict. des sc. nat.*, t. XXXV, p. 444; 1825.

cipe sucré : la glucose ¹. Le vitellus renferme aussi des sels potassiques ²; l'acide phosphorique y a été constaté et, d'après Gobley ³, Rose ⁴ et Weber, on y trouverait régulièrement des traces de chlorure de sodium, de fer et de silice.

On reconnaît, quand on fait l'étude comparative des premiers phénomènes embryonnaires qui se produisent dans l'œuf fécondé, que le deutoplasme peut se comporter très-différemment relativement à la cellule-œuf et aux cellules qui en dérivent par voie de division. Mais toujours sa fonction est de nourrir les premières cellules de l'embryon et l'embryon lui-même.

IV. *Membranes de l'œuf.* — J'ai traité de la constitution des membranes de l'œuf en même temps que j'ai fait l'étude de leur mode de formation. Il est inutile de revenir ici sur ce point. Je ferai observer seulement que la membrane vitelline présente toujours quelques caractères communs : elle est toujours mince, transparente et incolore; elle s'applique toujours immédiatement sur le vitellus, et elle ne présente jamais d'appendices filiformes.

Le chorion, toujours produit par sécrétion, offre dans son épaisseur, dans sa forme, dans sa nature, enfin dans les appendices qui en dépendent, des variations nombreuses. Je renvoie pour ces particularités à la première partie de ce travail, où j'ai fait l'étude particulière de l'œuf et des diverses parties qui le constituent, dans diverses classes du règne animal.

Analogies et différences entre l'œuf des Trématodes et celui des animaux supérieurs.

Avant de terminer ce chapitre, il sera utile, je pense, de résumer en quelques mots les analogies et les différences que l'on peut signaler, d'une part, entre l'œuf des Trématodes et celui des Cestoïdes, animaux chez lesquels une double glande concourt à leur formation, et, d'autre part, l'œuf des mammifères et des oiseaux.

1° Dans l'œuf des vers, comme dans celui des animaux supérieurs, on

¹ Lehmann, *op. c.*

² Polcek, *Analyse der Asche von Eiweiss*. POGGENDORF'S ANNALEN DER PHYSIK UND CHEMIE, t. LXXIX, p. 155; 1850.

³ Gobley, *Recherches chimiques sur le jaune de l'œuf*. COMPTES RENDUS DE L'ACAD. DES SC., t. XXI, p. 989; 1845. — JOURNAL DE PHARMACIE, 5^e série, t. IX, p. 5; 1846.

⁴ Rose, *Poggendorfs Annalen*, t. LXXIX, p. 599; 1850.

trouve une cellule protoplasmatique, qui chez les vers se forme dans une glande spéciale appelée germigène; chez les animaux supérieurs les germes prennent naissance dans les tubes de l'ovaire du fœtus. Cette cellule est la partie essentielle de l'œuf; la vésicule germinative en est le noyau; son nucléole est représenté par le corpuscule de Wagner.

2° Dans l'œuf des animaux supérieurs, comme dans celui des vers, on trouve, outre la cellule-œuf, des éléments nutritifs, qui forment ce que nous avons appelé le deutoplasme. Mais il y a entre l'œuf des Trématodes et celui des mammifères cette différence que, dans l'œuf des mammifères, ce deutoplasme est uni au protoplasme de la cellule-œuf pour former le vitellus, tandis que dans l'œuf des Trématodes et des Cestoïdes, le deutoplasme reste séparé du protoplasme; mais les deux éléments réunis n'en représentent pas moins le vitellus.

Chez les oiseaux, nous trouvons, sous le rapport de la constitution de l'œuf, la transition entre l'œuf des Trématodes et celui des mammifères. Dans l'œuf de l'oiseau, une partie du deutoplasme est unie au protoplasme pour former la cicatricule; une autre partie en reste séparée formant le jaune ou le vitellus proprement dit.

3° Dans l'œuf de l'oiseau il existe autour du jaune une membrane vitelline; l'œuf des mammifères possède à la fois une membrane vitelline et un chorion; chez les Trématodes et les Cestoïdes, un chorion est la seule membrane dont l'œuf soit pourvu.

L'œuf est-il identique dans le règne animal tout entier?

C'est ici la place je pense, d'émettre mon avis sur la valeur de ce principe admis comme axiome, et que l'on trouve exprimé en toutes lettres dans un grand nombre de traités de physiologie et dans beaucoup d'ouvrages spéciaux : *l'œuf est identique dans le règne animal tout entier, les seules différences que l'on puisse signaler se rapportent à certaines parties accessoires, et les que l'albumine et les membranes qui l'entourent*¹.

¹ « Les œufs ovariens de tous les animaux sont identiques (identical) : ce sont de petites cellules composées d'un vitellus, d'une vésicule germinative et d'une tache germinative. » L. Agassiz et A. Gould. *Principles of Zoology*. Part I, *Comparative Physiology*. Revised Edition. Boston, 1856.

Il ressort clairement de tout ce qui précède, que l'on ne peut admettre ce principe même pour ce qui concerne l'œuf ovarien. L'œuf n'est pas identique dans les diverses classes du règne animal; mais dans tout œuf il existe une partie constante, qui partout se forme de la même manière, présente constamment les mêmes caractères et la même signification. Cette partie, commune à tous les œufs, est le germe, c'est-à-dire la cellule protoplasmatique à noyau et à nucléole, que j'ai appelée *cellule-œuf*.

Le vitellus de l'œuf se constitue de deux éléments, dont l'un protoplasmatique est constant, tout aussi bien que la cellule dont il forme le corps; l'autre nutritif appelé deutoplasme, est essentiellement variable par sa constitution (tantôt cellulaire, tantôt non cellulaire), par ses rapports avec le protoplasme, enfin par son origine et son mode de formation. Presque toujours il existe; mais il peut cependant manquer complètement comme c'est le cas chez le *Cucullanus elegans*. La constitution du vitellus varie donc beaucoup, et on peut en dire autant des membranes de l'œuf. Tantôt l'œuf présente uniquement une membrane vitelline; d'autres fois, un chorion; d'autres fois encore, une membrane vitelline et un chorion à la fois.

Dans tout œuf existe donc un germe partout identique; mais, en dehors du germe, il existe dans l'œuf d'autres parties qui varient énormément d'un œuf à un autre. De sorte que, si l'on peut dire que le germe de l'œuf est identique partout, il est complètement inexact de considérer l'œuf comme constitué de la même manière dans toutes les classes du règne animal.

CHAPITRE III.

ÉTUDE COMPARATIVE DES PREMIERS PHÉNOMÈNES EMBRYONNAIRES.

La disparition de la vésicule germinative est généralement considérée comme le premier phénomène qui s'accomplit dans l'œuf fécondé.

Néanmoins un grand nombre d'observateurs ont constaté que ce phénomène s'accomplit indépendamment de la fécondation et que, le plus souvent, l'œuf est déjà dépourvu de la vésicule, au moment où il subit le contact des spermatozoïdes. Von Baër et Wagner l'ont reconnu chez les oiseaux; peu de temps

après Wharton Jones, Bisschoff et Coste ont constaté le même fait chez les mammifères. Stein l'a observé chez plusieurs crustacés, de Quatrefages chez les Hermelles, Vogt chez les Firola, Krohn chez les Ascidies, etc.

M. Milne Edwards ¹, exprimant dans son grand traité de physiologie l'opinion d'un grand nombre de physiologistes sur cette question, conclut de tous ces faits, que la disparition de la vésicule germinative est une conséquence de sa mort naturelle. Il y a longtemps déjà, M. Leuckart ², exprimant en d'autres mots la même pensée, considère comme évident que la vésicule germinative joue un rôle important pour l'élaboration de l'œuf, mais non pas pour le développement de l'embryon.

Mais peu après la fécondation on voit reparaitre au centre du vitellus un noyau pâle, présentant à peu près la taille et les caractères de la vésicule germinative. Ce noyau bientôt se divise, et les deux portions qui en résultent vont devenir les noyaux des globes vitellins. Il a été admis généralement que ce noyau est un corps de nouvelle formation, se développant au centre du vitellus par voie endogène, et représentant véritablement le noyau de la première cellule de l'embryon.

Mais en 1852, Jean Müller, l'illustre physiologiste dont tous les travaux sont si hautement estimés à raison de la scrupuleuse exactitude qu'il mettait dans toutes ses observations, déclarait que, dans l'œuf de l'*Entoconcha mirabilis*, la vésicule germinative ne disparaît pas, mais qu'elle se divise pour donner un noyau à chacun des deux premiers globes vitellins ³.

Presqu'en même temps M. Leydig observait le même fait chez plusieurs Rotateurs ⁴, et, dans son travail sur le développement des Puppipares, M. Leuckart s'exprime ainsi : « *Wir haben in neuerer Zeit (durch J. Müller, Gegenbauer, Leydig) ein Reihe von Beobachtungen kennen gelernt, die zu*

¹ Milne-Edwards, *Leçons sur la physiologie et l'anatomie comparée de l'homme et des animaux*, t. VIII.

² Leuckart, Art « *Zeugung* » dans le « *Handwörterbuch der Physiologie* » de R. Wagner, p. 922.

³ John Müller, *Ueber Synapta digitata und über die Erzeugung von Schnecken in Holothuriën*, p. 17. Berlin, 1852.

⁴ Fr. Leydig, *Ueber den Bau und die Systematische Stellung der Räderthiere*. ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL., Bd. VI, p. 102.

beweisen scheinen, dass die Kerne der Furchungskugeln keine Neubildungen darstellen, sondern die Descendenten des primitiven Keimbläschens sind. Es liegt nach solchen Erfahrungen nahe, auch bei unserm *Melophagus* einen specifischen Zusammenhang zwischen den ersten hellen Flecken in der Dotterrindenschicht und dem Keimbläschen zu vermuthen, doch bin ich ausser Stande eine solche Vermuthung nur irgendwie durch meine Beobachtungen zu stützen ¹. »

Plus récemment M. Mecznikow a observé la division de la vésicule germinative chez les Cécidomyes et les Aphides, et il n'est guère possible de révoquer en doute, dit-il, la généralité de ce fait chez les insectes ².

M. Pagenstecher a observé le même fait chez les *Trichines* et dans son récent travail : « *Die Menschlichen parasiten* » Leuckart déclare avoir observé que la vésicule germinative se divise chez plusieurs Nématodes qui ont les œufs transparents et en particulier chez les *Oxyures* ³.

Nous citerons encore l'opinion émise d'une manière tout à fait générale par M. Leydig dans son *Histologie comparée*. Voici comment il s'exprime : « *Der Furchungsprocess beginnt damit, dass der Kern der Eizelle (das Keimbläschen) sich theilt, worauf um die so entstandenen zwei Kerne der Dotter sich zu zwei Kugelhaufen (Furchungskugeln) gruppirt* ⁴. »

M. Keferstein ⁵ a observé la division de la vésicule germinative chez certains Turbellariés (*Leptoplana tremellaris*).

M. Bessels a reconnu le même fait chez le Lombric et certaines Hirudinées, et, dans notre travail sur le mode de formation du blastoderme dans quelques groupes de crustacés, M. Émile Bessels et moi nous avons montré qu'il en est encore de même chez beaucoup de crustacés.

J'ai exposé plus haut mes observations sur le développement embryonnaire des Trématodes, où j'ai vu la cellule germinative se diviser tout en-

¹ Leuckart, *Die Fortpflanzung und Entwicklung der Pupiparen*, p. 67. Halle, 1858.

² Mecznikow, *Embryologische Studien an Insecten* (ZEITSCHRIFT FÜR WISS. ZOOL.), Bd. XVI, p. 484.

³ *Die Menschlichen Parasiten*, Bd. II, 2^e Lief, p. 522.

⁴ Leydig, *Lerhbuch der Histologie des Menschen und der Thiere*, p. 10. Frankfurt; 1857.

⁵ Keferstein, *Beiträge zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Seeplanarien*. Göttingen, 1868.

tière, à la suite de la vésicule de Purkinje et du corpuscule de Wagner. L'œuf du *Distoma cygnoïdes* se prête tout particulièrement à l'observation des premiers phénomènes embryonnaires. Il est extrêmement petit, et comme le deutoplasme occupe l'un des pôles de l'œuf, le germe parfaitement transparent apparaît à l'autre pôle avec une netteté admirable. On peut observer avec une grande facilité tout ce qui se produit dans cette cellule protoplasmique et voir le nucléole se diviser, le noyau suivre bientôt la division du nucléole, enfin la cellule tout entière donner naissance, en se divisant, aux deux premières cellules embryonnaires (pl. II, fig. 21 et suivantes).

La division de la vésicule germinative a donc été constatée d'une façon positive chez un bon nombre d'animaux appartenant à diverses classes du règne animal. Mais peut-on tirer de là la conclusion, que la division de la vésicule germinative est un phénomène général, et que sa disparition n'est qu'une simple apparence?

Si l'on considère que, dans les divers groupes que nous avons étudiés, le germe se forme partout de la même manière, que toujours il consiste en une cellule protoplasmique ayant pour noyau la vésicule germinative, on sera tout naturellement porté à croire que partout cette cellule se conduit de la même manière pour former les premières cellules de l'embryon; et si, chez certains animaux, la multiplication de la cellule commence par celle de son noyau, à priori on pourra considérer comme probable qu'il en est de même partout, puisque partout le but à atteindre est le même : toujours il s'agit de former des cellules aux dépens d'une même cellule mère. On verra que l'étude des premiers phénomènes embryonnaires vient à l'appui de cette proposition : quelque variés qu'ils soient en apparence, ils consistent toujours essentiellement dans la multiplication par division de la cellule-œuf. La matière deutoplasmatique de l'œuf pourra prendre part à cette division, ou rester en dehors de la cellule pendant qu'elle se divise; mais toujours la cellule protoplasmique se divise et *c'est toujours aux dépens du protoplasme de la cellule-œuf que se forme le corps des premières cellules embryonnaires*. A priori on sera porté à admettre, dès lors, que le *noyau de la cellule-œuf fournit, en se divisant, les noyaux des cellules embryonnaires*, alors surtout que l'observation directe a démontré que, dans certains cas, les choses se passent comme nous venons de le dire.

Mais peut-on accepter cette conclusion comme un fait général, puisque, dans un grand nombre de cas, la vésicule germinative disparaît à la vue avant que le premier fractionnement se produise?

Je ne crois pas que l'on puisse tirer du fait de la disparition apparente de la vésicule germinative la conclusion que le phénomène se produit réellement et mon opinion, qui est celle d'un bon nombre de physiologistes, est basée sur les faits suivants :

1° Les espèces chez lesquelles on a pu démontrer la division de la vésicule germinative sont toutes remarquables par la petitesse de leurs œufs ou la transparence de leur vitellus; témoin les *Trichines* et les *Oxyures* parmi les Nématodes, le *Distoma cygnoïdes*, parmi les Trématodes, l'*Entoconcha mirabilis*, parmi les Mollusques, etc. N'est-il pas à présumer, dès lors, que si chez les autres animaux du même groupe on n'a pu reconnaître la persistance de la vésicule germinative, c'est à cause du peu de transparence de l'œuf, qui tantôt dépend de ses dimensions considérables, tantôt de l'opacité du vitellus.

2° Nous avons pu faire cette observation, tout aussi bien chez les mammifères que chez certains animaux inférieurs (les Copépodes), que les noyaux des globes vitellins se conduisent absolument comme la vésicule germinative dans l'œuf primitif : ces noyaux, bien visibles au moment où un fractionnement vient de se produire, disparaissent peu à peu, pour reparaître de nouveau au moment où les globes vont subir une nouvelle segmentation ¹. Personne ne songera à soutenir que les noyaux des sphères de segmentation disparaissent réellement, pour être remplacés par de nouveaux noyaux, formés par voie endogène, et si la disparition de ces noyaux n'est qu'apparente dans les globes de 2^e et de 3^e ordre, il peut en être de même pour le noyau du globe vitellin primitif, de la vésicule germinative.

3° Je puis citer encore ici un fait, reconnu d'abord par un observateur de premier ordre et que j'ai pu constater par moi-même. Il prouve claire-

¹ Il est remarquable de voir toujours ces noyaux disparaître en même temps que les globes nouvellement formés commencent à s'affaïsser l'un sur l'autre. Il est évident qu'à ce moment il s'opère des modifications dans le vitellus, et il est bien probable que ces modifications sont la cause de la disparition apparente de ces noyaux.

ment que dans certains cas les noyaux des cellules ordinaires semblent disparaître aussi avant la multiplication de ces cellules. M. Weissmann a observé que, chez les Diptères, on reconnaît clairement un noyau transparent dans les cellules du blastoderme, au moment où ces cellules viennent de s'individualiser. Mais, au moment où elles se disposent à se diviser, le noyau disparaît à la vue, et les portions qui résultent de sa division reparaissent dans les cellules filles.

4° Quand, après la disparition de la vésicule germinative, on voit paraître dans le vitellus primitif le noyau qui doit se diviser pour fournir les noyaux des deux premiers globes vitellins, *ce noyau apparaît tout à coup avec les dimensions que présentait la vésicule germinative*, au moment de sa disparition. Or, si réellement, comme on l'admet généralement, ce noyau se formait par génération endogène, on le verrait apparaître d'abord tout petit, puis grandir peu à peu.

Quelle peut être la cause de cette disparition apparente de la vésicule germinative? Il est clair que la cause doit se trouver, soit dans une modification du vitellus, soit dans des changements que subissent les caractères de la vésicule elle-même; il serait très-difficile de résoudre aujourd'hui la question d'une manière positive; mais il me paraît que les modifications que subit le vitellus à cette période de l'évolution de l'œuf suffisent pour expliquer cette disparition.

En résumé je considère non comme démontré, mais comme très-probable que la vésicule germinative se divise au lieu de disparaître, et que ses portions deviennent les noyaux des deux premiers globes vitellins. Un bon nombre d'observateurs ont constaté la persistance de cette vésicule dans des cas déterminés, et si, à certains moments, elle semble disparaître chez beaucoup d'animaux, ce n'est pas parce que la vésicule se fond réellement dans la masse vitelline, mais parce que des modifications subies par le vitellus la dérobent complètement à la vue.

Nous devons nous occuper maintenant de l'étude des premiers phénomènes qui se produisent dans l'œuf fécondé, afin de pouvoir résoudre la question de savoir quelles sont les relations qui existent entre l'œuf et les cellules em-

bryonnaires qui forment le blastoderme. Ces phénomènes, si différents en apparence, consistent toujours dans la multiplication par division de la cellule-œuf. Que le fractionnement du vitellus se produise, ou qu'il fasse défaut, que la segmentation soit totale ou partielle, toujours la multiplication par division du germe est le premier phénomène qui s'accomplit dans l'œuf fécondé. Les cellules du blastoderme sont partout des cellules filles, provenant d'une même cellule mère, et c'est toujours en se divisant que la cellule-œuf donne naissance aux premières cellules de l'embryon.

Quand nous avons étudié la constitution comparative de l'œuf, nous avons vu que les rapports entre le deutoplasme et le protoplasme sont extrêmement variés :

1° Tantôt les deux éléments constitutifs du vitellus sont intimement unis pour former une masse commune (Mammifères, Nématodes, Crustacés); 2° tantôt une partie seulement des éléments nutritifs sont unis à l'élément protoplasmique, une autre partie en reste complètement séparée (Oiseaux, Reptiles, Plagiostomes, etc.); 3° quelquefois il y a séparation complète entre le deutoplasme et le protoplasme (Trématodes, Cestoïdes); 4° d'autres fois enfin, l'œuf ne renferme pas d'éléments nutritifs; il est réduit au germe (*Cucullanus*).

Il existe, comme nous allons le voir, un rapport intime entre la constitution de l'œuf et la manière dont s'accomplissent les premiers phénomènes embryonnaires.

Le protoplasme seul fait partie intégrante de la cellule-œuf; aussi *lui seul doit se diviser* quand la cellule se divise. Mais comme dans un certain nombre de cas le deutoplasme se trouve en suspension dans le protoplasme, il peut arriver que le deutoplasma prenne part à la division de la cellule-œuf, qu'il reste en suspension dans le protoplasme pendant que celui-ci se divise. Dans ce cas, il y a *fractionnement total* du vitellus.

Si, au contraire, une partie seulement des éléments nutritifs se trouvent en suspension dans le protoplasme, cette partie seule de la masse deutoplasmatique prendra part à la division de la cellule-œuf, et il y *aura fractionnement partiel*.

Mais s'il y a séparation complète entre le deutoplasme et la cellule-œuf,

celle-ci seule se divisant, il n'y a pas de fractionnement. Ceci se produit : 1° dans les œufs où, avant la fécondation, il y a séparation complète entre les deux principes constitutifs du vitellus, comme on l'observe chez les Trématodes et les Cestoïdes; 2° chez ceux où la séparation complète entre les deux principes constitutifs du vitellus est le premier phénomène qui s'accomplit dans l'œuf fécondé.

Il est clair qu'il n'y a pas de fractionnement, quand l'œuf est dépourvu d'éléments nutritifs ou deutoplasmatiques, ce qui a lieu chez le *Cucullanus*, par exemple.

I. — DÉVELOPPEMENT AVEC FRACTIONNEMENT TOTAL DU VITELLUS.

La segmentation du vitellus ne s'accomplit pas de la même manière dans tous les œufs qui subissent ce phénomène; de même que de la constitution du vitellus dépend l'existence ou la non-existence du fractionnement, de même des rapports entre le deutoplasme et le protoplasme découlent les variations qu'on observe dans les caractères de la segmentation.

La quantité des éléments nutritifs de l'œuf est plus ou moins considérable, suivant que ces éléments ont pour fonction de nourrir les premières cellules embryonnaires exclusivement, ou qu'ils sont chargés de nourrir l'embryon jusqu'au moment de sa naissance.

Dans le premier cas, que l'on observe chez les mammifères, par exemple, les éléments nutritifs sont complètement, ou à peu près complètement employés à la formation des cellules du blastoderme. Dans le second cas, au contraire, il s'opère, à un moment donné, une séparation entre les éléments nutritifs et l'élément protoplasmatique de l'œuf, et suivant que cette séparation s'accomplit plus ou moins tôt, on distingue le type du fractionnement réalisé chez certains crustacés, beaucoup de Mollusques, la plupart des Turbellariés et les Échinodermes, ou bien, celui qui a été observé par Jean Muller chez l'*Entoconcha*, par Vogt chez l'*Actéon*, par Gegenbauer chez plusieurs Ptéropodes et Hétéropodes, par Keferstein chez certaines Planaires marines, etc.

1^o *Fractionnement et formation du blastoderme chez les mammifères* ¹.

Après la division de la vésicule germinative, le vitellus se divise en deux globes, pourvus chacun d'un noyau de forme arrondie; les deux globes sont parfaitement indépendants l'un de l'autre. Ceux-ci se divisent à leur tour : il s'en forme 4, 8, 16, un plus grand nombre; toujours ils conservent leur forme arrondie; ils possèdent un noyau clair, et sont complètement dépourvus de membrane. Il résulte de cette forme des globes, que la sphère vitelline primitive s'est décomposée, à la fin du fractionnement, en un amas de petits globes d'un aspect framboisé, dont les uns forment une couche périphérique, tandis que les autres remplissent la cavité circonscrite par les premières.

Bientôt une cavité se forme à l'intérieur de cet amas de globes vitellins; cette cavité s'étend peu à peu; elle se remplit d'un liquide nutritif venu de l'extérieur, et bientôt les globes vitellins formeront une lame cellulaire unique qui est la couche blastodermique. A peu près tous les globes prennent part à la formation de cette membrane cellulaire; tous concourent à la formation du blastoderme. La couche blastodermique n'est plus épaissie qu'en un seul point, où quelques globes vitellins restent encore accolés à la lame blastodermique, unicellulaire sur la plus grande partie de son étendue. Peut-être est-ce en ce point que doit se former l'*area germinativa*. Le liquide qui remplit la cavité circonscrite par la lame blastodermique est venu de l'extérieur, et ne résulte aucunement de la fusion de globes vitellins en une masse nutritive centrale. Il ne peut y avoir destruction de cellules à ce moment, où toutes les forces de l'économie doivent tendre à en former.

¹ Barry, *Researches on Embryology*. PHILOS. TRANSACTIONS, 1859, p. 507; 1840, p. 529. — Bisschoff, TRAITÉ DU DÉVELOPPEMENT DE L'HOMME ET DES MAMMIFÈRES. — *Entwicklungsgeschichte des Kaninchen-Eies*; — *des Meerschweinchens*, 1852; — *des Hundes*; — *des Rehes*, 1854. — Reichert, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Meerschweinchens*. Berlin, 1868.

2° Fractionnement et formation du blastoderme chez le Gammarus locusta.

Nous prenons pour type le *Gammarus locusta*, dont le développement a été étudié par M. Émile Bessels et par moi-même : nulle part on ne voit aussi distinctement ce qui se passe dans l'œuf pendant le fractionnement du vitellus. La segmentation s'opère de telle manière, que tous les plans de division passent idéalement par le centre de l'œuf. Il en résulte que tous les segments affectent une forme pyramidale; avant que le fractionnement soit terminé, l'élément deutoplasmatique commence à se séparer de l'élément protoplasmatique; le deutoplasme s'accumule au centre en une masse nutritive non organisée. A la fin du fractionnement, il se produit dans chaque segment une séparation complète entre les deux éléments constitutifs du vitellus : l'élément protoplasmatique entraînant le noyau du globe se porte à la périphérie pour former une cellule blastodermique, et le deutoplasme s'amasse au centre de l'œuf.

La formation du blastoderme résulte de deux phénomènes distincts : 1° la multiplication par division de la cellule-œuf; 2° la séparation progressive des deux éléments constitutifs du vitellus.

Il résulte de là que chaque globe vitellin concourt à la formation du blastoderme, et il n'est pas nécessaire de recourir à une destruction de cellules, pour expliquer l'apparition, au centre du blastoderme, d'un amas de substances nutritives.

Chez les *Copépodes* ¹ le fractionnement du vitellus et la formation du blastoderme se produisent de la même manière. Et quoique chez les *Chondracanthes* le fractionnement présente certaines particularités bien remarquables, le mode de formation du blastoderme est encore parfaitement identique, au fond, à celui que nous avons décrit chez les *Amphipodes* ².

¹ Claus, *Zur Anat. und Entwickl. der Copepoden*. TROSCHEL'S ARCHIV., 1868, p. 59; Éd. Van Beneden et Émile Bessels, *Mémoires de l'Acad. roy. de Belg.*, t. XXXIV.

² Éd. Van Beneden et Émile Bessels. *Ibidem*, p. 55. — Nous avons constaté chez les *Chondracanthes* un mode de fractionnement tout particulier. A partir d'un certain moment, les globes vitellins, au lieu de se diviser en deux, se divisent directement en quatre. Il en résulte qu'au lieu de la série 2, 4, 8, 16, 32, 64, on observe chez eux la série 2, 4, 8, 32, 128. Les noyaux des globes se divisent directement en quatre portions.

Le fractionnement s'opère de la même manière chez la plupart des Mollusques, et le blastoderme semble également se former chez ces animaux après un triage qui s'opère, comme chez le *Gammarus locusta*, entre les deux principes constitutifs du vitellus. Les Mollusques dont il est ici question sont très-nombreux : beaucoup de Gastéropodes ¹, plusieurs Acéphales ², des Tuniciers ³ et des Bryozoaires ⁴ sont dans ce cas.

Des observations semblables ont été faites chez les Annélides, par de Quatrefages, Milne-Edwards, Jules d'Udekem, Weber, Grube et Philippi; chez les Nématodes, par von Siebold, Bagge, Köl liker, Claparède, P.-J. Van Beneden, Leuckart, Schneider, etc., et j'ai fait voir que, chez ces animaux aussi, il s'opère à la fin du fractionnement une séparation entre les cellules du blastoderme et les éléments nutritifs qui s'accumulent dans la partie médiane du corps du jeune ver.

On peut en dire autant des *Sagitta*, dont le développement, grâce aux belles observations de M. Gegenbauer, est aujourd'hui très-bien connu.

Les observations de MM. Oscar Schmidt, Max Schultze, P.-J. Van Beneden, Knappert, Girard et de plusieurs autres naturalistes sur l'embryogénie des Turbellariés ont montré comment s'accomplit le fractionnement du vitellus chez ces animaux, et les recherches de ces divers auteurs, spécialement celles de M. Knappert, rendent très-probable l'opinion que, chez un grand nombre de Turbellariés, le blastoderme se forme absolument comme chez le *Gammarus locusta*.

¹ Le fractionnement a été observé chez les Mollusques Gastéropodes, par un grand nombre d'observateurs, parmi lesquels nous citerons MM. B. Dumortier, P.-J. Van Beneden et Windischmann, Nordman, Vogt, Lacaze-Duthiers, Gegenbauer, Lereboullet, etc. — Les figures qui ont été données par ces auteurs indiquent clairement, me semble-t-il, que chez un grand nombre de Mollusques Gastéropodes le blastoderme résulte aussi de la multiplication par division de la cellule-œuf, en même temps que de la séparation, dans chacun des globes, du protoplasme d'avec le deutoplasme de l'œuf.

² Koren et Danielsen, Carus et plusieurs autres naturalistes ont observé le même fait chez les Acéphales.

³ Löwig et Köl liker, Kowaliwsky et d'autres ont observé le fractionnement chez les Tuniciers.

⁴ P.-J. Van Beneden, *Recherches sur l'anat., la physiol. et l'embryogénie des Bryozoaires*. Bruxelles, 1845. Il a observé le fractionnement total du vitellus chez les Pedicellina.

Il paraît encore en être ainsi chez les Échinodermes, dont les premiers phénomènes embryonnaires ont été étudiés par Al. Agassiz chez les Stellérides; par Derbès, chez les Oursins.

Enfin M. von Siebold, et après lui plusieurs autres naturalistes, ont constaté le fractionnement total du vitellus dans l'œuf des Méduses, et en particulier chez la *Medusa aurita*.

3° *Fractionnement du vitellus et formation du blastoderme chez l'Entoconcha mirabilis.*

Jean Muller, en étudiant le développement de ce Gastéropode si intéressant qu'il décrivit sous le nom de *Entoconcha mirabilis* et qu'il crut engendré par les *Synapta* sur lesquels il vit en commensal, découvrit un mode tout particulier de développement du blastoderme, qui a été observé depuis chez des animaux appartenant à différentes classes. Ce mode de développement est extrêmement remarquable, en ce qu'il fait la transition entre le fractionnement total et le fractionnement partiel du vitellus.

Après la division de la vésicule germinative, l'œuf se divise en deux portions, qui sont les deux premiers globes vitellins; ceux-ci se fractionnent à leur tour, et il s'en forme quatre parfaitement semblables.

Mais chacun de ces quatre globes, au lieu de se diviser de la même manière, donne naissance par une sorte de bourgeonnement à une cellule transparente, qui se constitue évidemment d'un liquide protoplasmatique, tenant en suspension un petit nombre d'éléments nutritifs, et renfermant un noyau qui dérive de la vésicule germinative.

Jean Muller n'a pas vu comment ces quatre cellules se développent; mais M. Gegenbauer, qui a observé le même mode de développement chez plusieurs Ptéropodes et Hétéropodes ¹, et Keferstein, qui l'a constaté chez le *Leptoplana tremellaris* ², ont vu ces cellules se former par bourgeonnement aux dépens des globes vitellins.

¹ Gegenbauer, *Untersuchungen über Pteropoden und Heteropoden*.

² Keferstein, *Beiträge zur Anat. und Entwickl. einiger Seeplanarien*.

Rathke a observé chez les *Nephelis* un phénomène tout à fait analogue ¹, et M. Girard ² a constaté chez le *Polycelis variabilis* et d'autres Turbellariés, le même mode de fractionnement.

Ce que nous venons de dire de la composition de ces quatre petits globes qui sont les premières cellules embryonnaires ressort clairement des descriptions et des figures que ces auteurs en ont données.

Ces quatre cellules, une fois isolées, se multiplient rapidement, tandis que les quatre globes primitifs, réduits aux éléments nutritifs du vitellus, se fondent les uns dans les autres, après un temps plus ou moins long.

L'amas de matières nutritives qui en résulte s'entoure ainsi petit à petit d'une couche cellulaire, qui s'étend progressivement à partir du point où avaient apparu d'abord les cellules émanées des quatre globes vitellins, et finit par englober complètement le deutoplasme.

On reconnaît clairement dans ce mode de développement la transition entre le fractionnement total et le fractionnement partiel. D'abord, tout le vitellus se divise; mais quand il s'est formé quatre globes, une grande partie des éléments nutritifs se sépare du protoplasme, et ne prend plus part au fractionnement qui, dès lors, devient partiel ³.

II. — DÉVELOPPEMENT AVEC FRACTIONNEMENT PARTIEL.

Si, dans les premiers temps de leur développement, l'œuf des oiseaux et le follicule où il se trouve niché présentent, avec le jeune œuf et le jeune follicule des Mammifères, la plus grande ressemblance, il n'en est plus ainsi quand ces œufs sont arrivés à leur entier développement. Anatomiquement il existe encore des analogies; l'œuf de l'oiseau est une cellule, aussi bien que celui des Mammifères; mais c'est une cellule colossalement développée. Au point de vue physiologique une partie seulement de l'œuf de l'oiseau, la cicatricule, répond à l'œuf des Mammifères. Le jaune est une partie inerte,

¹ Rathke, *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Hirudineen* (publié par Leuckart). Leipzig, 1862.

² Girard, *Researches upon Nemertians and Planarians*. Philadelphia, 1854.

³ J'ai observé chez les *Sacculina* le même mode de développement.

si je puis m'exprimer ainsi; il est un amas de matières nutritives, destiné à nourrir l'embryon et joue dans l'histoire du développement un rôle purement passif. Le protoplasme de la cicatricule tient en suspension d'autres éléments nutritifs, qui doivent être utilisés immédiatement pour nourrir les cellules du blastoderme et, à ce point de vue, ils correspondent aux éléments deutoplasmatiques de l'œuf des Mammifères.

La cicatricule, pourvue de la vésicule germinative, noyau de la cellule-œuf, est donc formée de protoplasme et d'éléments nutritifs; elle répond donc physiologiquement à l'œuf des Mammifères. C'est la cicatricule qui subit le fractionnement, et comme tout le deutoplasme ne prend pas part à la division de la cellule, le fractionnement est dit *partiel*.

On a cru pendant longtemps que chez les oiseaux ce phénomène ne se produisait pas; mais les recherches de Bergmann et de Coste ¹ ont fait voir que ces animaux ne constituent pas sous ce rapport une exception dans l'embranchement des vertébrés, et l'on sait aujourd'hui que l'œuf des Reptiles et des poissons plagiostomes présente des phénomènes analogues.

Depuis longtemps on avait observé un fractionnement partiel dans l'œuf des poissons osseux ², et M. Kölliker ³ avait découvert chez les Céphalopodes un mode de fractionnement tout à fait semblable à celui que plus tard Bergmann et Coste firent connaître chez les oiseaux.

Depuis cette époque le développement partiel du vitellus a été étudié par Clark ⁴ chez les Chéloniens et par Lereboullet ⁵ chez le Léopard.

¹ Bergmann et Coste, *Histoire gén. et part. du développement des corps organisés*. Paris, 1847.

Coste, *Recherches sur la segmentation de la cicatricule chez les oiseaux, les reptiles écailleux et les poissons cartilagineux*. COMPTES RENDUS DE L'ACAD. DES SC., t. XXX, p. 658.

² Rusconi, *Lettre sur les changements que les œufs des poissons éprouvent avant qu'ils aient atteint la forme d'un embryon*. ANN. DES SC. NAT., 2^e série, 1856, t. V.

Plus récemment le fractionnement partiel a été observé par Vogt, Agassiz, Ransom et plusieurs autres naturalistes. Vogt, *Embryogénie des Salmones*, p. 59 et suiv. — Agassiz, *Hist. nat. des poissons d'eau douce de l'Europe centrale*. — Ransom, *Observations on the ovum of osseous Fishes*. PHILOS. TRANS., vol. 157, 1867.

³ Kölliker, *Entwicklungsgeschichte der Cephalopoden*. Zurich, 1844.

⁴ Clark, *Embryology of the turtle ovum*. — Agassiz, *Contrib. to the nat. hist. of the United States*, t. II.

⁵ Lereboullet, *Recherches sur le développement du Léopard*. ANN. DES SC. NAT., 4^e sér., t. XVIII, 1862.

La cicatricule, ou couche prolifère de l'œuf de la poule, commence à subir le phénomène de la segmentation, aussitôt qu'il est arrivé dans cette partie de l'oviducte, où les membranes coquillières commencent à se former. La segmentation s'opère par la formation de sillons se coupant à angle droit et divisant successivement la cicatricule en deux, quatre et huit segments, ayant chacun une forme triangulaire. Tous ces triangles ont leur sommet placé au centre de la cicatricule, et leurs axes rayonnent à partir de ce point central. A ce moment il s'opère vers le sommet du triangle une section ayant pour résultat d'isoler au centre de la cicatricule huit petits globes pourvus chacun d'un noyau. Les segments continuent à se diviser par des sillons dirigés dans le sens du rayon de la cicatricule, et bientôt une deuxième et puis une troisième section s'opèrent aux dépens de la partie centrale de ces segments. Le nombre des petits globes qui se forment au centre de la cicatricule augmente donc rapidement, et il est à remarquer que tous ces globes sont pourvus d'un noyau parfaitement distinct.

Le phénomène se continue de la même manière et les premiers globes centraux se multipliant par division, il arrive un moment où la cicatricule primitive s'est transformée en une infinité de petits globes qui sont autant de cellules distinctes et constituent la première lame cellulaire de l'embryon, le blastoderme.

Le fractionnement du vitellus et la formation du blastoderme s'opèrent à peu près de la même manière chez les Céphalopodes; seulement, dès le début la couche prolifère y est plus chargée d'éléments nutritifs que la cicatricule des oiseaux; et tandis que chez les vertébrés la cicatricule existe déjà dans l'œuf ovarien, bien avant la fécondation, elle n'apparaît qu'après la fécondation chez les Céphalopodes (Kölliker). Les globes cellulaires qui se forment au centre de la couche, par section de la pointe centrale des segments triangulaires disposés en rayonnant, sont presque exclusivement formés de matière protoplasmique. Les segments perdent donc peu à peu tout leur protoplasme, qui est employé à former les cellules du centre, et il arrive un moment où ils ne se constituent plus que d'éléments nutritifs; alors ils se fondent les uns dans les autres pour s'unir au reste du deutoplasme, qui constitue le jaune proprement dit.

Les globes protoplasmatiques, formant la zone centrale de la couche prolifère primitive, sont de véritables cellules protoplasmatiques à noyau et à nucléole. M. Kölliker appelait ces noyaux *les cellules embryonnaires* et il considérait le corps des cellules comme étant une couche de substance nutritive, entourant chaque cellule embryonnaire.

Chez les Reptiles, les poissons Plagiostomes, voire même chez les poissons osseux, le fractionnement s'opère comme chez les oiseaux, sauf quelques variétés de détail. Cependant, chez les poissons osseux, la formation du disque prolifère semble se produire seulement après la fécondation; jusqu'à ce moment il y avait fusion plus ou moins complète entre les deux principes constitutifs du vitellus, et les éléments nutritifs se trouvaient tous en suspension dans le protoplasme. C'est là ce qui explique comment tout le globe vitellin présente, avant la fécondation, les mouvements amœboïdes que M. Reichert et tout récemment M. Ransom ¹ y ont constatés.

Les poissons osseux font, à ce point de vue, la transition entre les Plagiostomes et les Cyclostomes qui subissent le fractionnement total.

D'après les belles recherches de M. Max Schultze ², les Myxinoïdes présentent le fractionnement total du vitellus, et une séparation entre le deutoplasme et le protoplasme des cellules embryonnaires s'opère probablement au moment de la formation du blastoderme. J'ai pu suivre moi-même le fractionnement total du vitellus sur des œufs, artificiellement fécondés, du *Petromyzon Planeri*.

Chez les Plagiostomes comme chez les oiseaux, la cicatricule existe dans l'œuf ovarien bien avant la fécondation.

Chez les Myxinoïdes, la séparation entre l'élément protoplasmatique et l'élément nutritif se fait longtemps après la fécondation, à la fin du fractionnement. Chez les poissons osseux, la cicatricule se forme immédiatement après la fécondation; chez les Plagiostomes elle existe déjà dans l'œuf ovarien.

Rapports entre le fractionnement total et le fractionnement partiel. — Au

¹ Ransom, *Observations on the ovum of osseous Fishes*. PHILOSOPH. TRANSACT., vol. 157, part. II, 1857.

² Max Schultze, *Entwicklungsgeschichte der Myxinoïden*.

fond, le fractionnement partiel du vitellus ne diffère guère du fractionnement total; dans l'un comme dans l'autre cas, la cellule-œuf se divise; mais, tandis que dans le fractionnement total, tout le deutoplasme reste en suspension dans le protoplasme de la cellule-œuf, pendant qu'elle se divise, on voit, dans les cas de fractionnement partiel, une partie seulement du deutoplasme prendre part à la division de la cellule-œuf.

Chez les animaux où l'on observe le fractionnement total du vitellus, il se produit quelquefois, pendant que s'accomplit le phénomène, une séparation progressive, entre le protoplasme et le deutoplasme de l'œuf (*Gammarus locusta*). Mais il peut arriver aussi que cette séparation ne s'effectue pas, et que les matières nutritives en suspension dans le protoplasme suffisent à peine pour nourrir les premières cellules de l'embryon (Mammifères) : Ils sont complètement employés à la production des forces vives nécessaires à la formation des cellules blastodermiques. Ces deux cas peuvent se présenter aussi quand il y a fractionnement partiel : chez les oiseaux, toute la cicatrice se transforme en cellules embryonnaires; chez les Céphalopodes il s'opère pendant la segmentation de la cicatrice une séparation progressive entre les cellules protoplasmiques et les éléments nutritifs de la couche prolifère.

Dans le cas de fractionnement total, le *Gammarus locusta* et les animaux où le fractionnement s'opère de la même manière sont donc aux Mammifères ce que, dans le cas de fractionnement partiel, les Céphalopodes sont aux oiseaux.

Le fractionnement partiel aux dépens d'une cicatrice constituée d'une matière protoplasmique tenant en suspension un certain nombre d'éléments nutritifs s'observe encore chez quelques Crustacés tels que les Mysis, les Nebalia, etc.

3° Développement sans fractionnement du vitellus.

Dans le groupe des Nématodes j'ai signalé un animal extrêmement remarquable, le *Cucullanus elegans*, dont l'œuf se distingue en ce qu'il est réduit à ses parties essentielles, celles qui font partie intégrante de la cellule-

œuf. Le vitellus est réduit au protoplasme qui jamais ne se charge d'éléments nutritifs.

Dans l'œuf de tous les Trématodes et de tous les Cestoïdes, le vitellus se constitue des deux éléments que l'on trouve dans l'œuf de la plupart des animaux; mais, tandis que presque toujours ces deux éléments sont unis et confondus, ils restent complètement distincts chez les Trématodes et les Cestoïdes, et l'œuf se constitue d'une cellule protoplasmique, plongée dans un amas de substances nutritives.

Dans l'œuf d'un certain nombre d'articulés, parmi lesquels on peut citer les *Ligia*, les *Oniscus*, et la plupart des *Lernéens* (*Clavella*, *Congericola*, *Eudactylina*), il s'opère immédiatement après la fécondation, une séparation complète entre les deux éléments constitutifs du vitellus: le protoplasme se porte au centre de l'œuf autour de la vésicule germinative, tandis que l'élément nutritif est refoulé à la périphérie. A ce moment les œufs de ces Crustacés sont assimilables, en tous points, à ceux des Trématodes et des Cestoïdes.

On comprend parfaitement, que dans tous ces cas, le deutoplasme, ne faisant plus partie de la cellule-œuf et se trouvant en dehors d'elle, ne prenne pas part à sa division, et qu'il n'y ait pas dans ces œufs de *fractionnement du vitellus*.

Chez les Trématodes comme chez les Cestoïdes, la cellule germinative se divise, et sa division commence par la multiplication de son nucléole, le corpuscule de Wagner; puis la vésicule germinative se divise à son tour, enfin toute la cellule se multiplie. Il se forme ainsi deux cellules embryonnaires, qui se multiplient de la même manière; il s'en forme 4, 8, un plus grand nombre. Ces cellules se nourrissent aux dépens du deutoplasme qui les baigne et qu'elles finissent par absorber complètement; alors elles remplissent à elles seules toute la capacité de l'œuf; cet amas de cellules se recouvre d'une robe ciliée, et l'embryon est prêt à sortir de l'œuf.

Les premiers phénomènes embryonnaires s'accomplissent de la même manière chez le *Cucullanus*; seulement, à mesure qu'elles se forment, les cellules reçoivent du dehors leur nourriture qui est très-probablement un produit de sécrétion des cellules de la matrice. Toujours est-il que l'œuf s'accroît

énormément pendant que l'évolution de l'embryon s'accomplit, et qu'à la fin du développement de l'embryon le volume de l'œuf est dix fois plus considérable que celui de l'œuf primitif.

Chez les *Ligia* et les *Oniscus*, de même que chez beaucoup de Lernéens, les *Anchorella*, les *Clavella*, les *Eudactylina*, les *Caligus*, etc., le vitellus ne subit pas non plus de fractionnement. Après la fécondation il s'opère une séparation complète entre les deux éléments constitutifs du vitellus; le protoplasme s'amasse autour de la vésicule germinative. Bientôt le germe isolé se divise; il se forme 2, 4, 8 cellules embryonnaires, et l'on voit une petite masse cellulaire, traverser le deutoplasme, arriver à la surface de l'œuf pour se multiplier encore et donner naissance à une zone cellulaire, qui, en s'étendant progressivement, finit par englober complètement l'amas deutoplasmatique qui devient alors central.

Le développement s'opère aussi sans fractionnement dans toute une catégorie d'articulés comprenant les Arachnides ¹ étudiés par M. Claparède, certains Amphipodes, tels que le *Gammarus pulex* ², le *Gammarus fluviatilis* ³ et peut-être tous les Amphipodes d'eau douce, enfin, certains Décapodes comme l'*Astacus fluviatilis* ⁴, dont le développement a été étudié par l'un des maîtres de l'embryogénie, par l'illustre Rathke.

Il résulte des observations de M. de la Valette St-George sur le *Gammarus pulex*, de celles que nous avons faites sur le *Gammarus fluviatilis* et des recherches de M. Claparède sur le développement des Arachnides, qu'il se produit ici, immédiatement après la fécondation, une séparation partielle entre l'élément protoplasmatique et les éléments nutritifs du vitellus. Bientôt la vésicule germinative se divise en 2, 4, 8 et en un plus grand nombre de parties, qui, entourées d'une couche protoplasmatique distincte, qui s'accroît progressivement, se portent en divergeant vers la périphérie de l'œuf. Ces

¹ Ed. Claparède, *Recherches sur l'évolution des Araignées*. Utrecht, 1862.

² De la Valette St-George, *Studien über die Entwicklung der Amphipoden*. Halle, 1860.

³ Édouard Van Beneden et Émile Bessels, *Mém. de l'Acad. roy. de Belgique*, t. XXXIV.

⁴ Rathke. *Recherches sur le développement de l'Écrevisse*. ANN. DES SC. NAT., t. XX, 1850, pl. V, fig. 1.

cellules protoplasmiques arrivent à la surface, où elles apparaissent sous la forme de taches blanches, qui contrastent avec le fond jaune, vert, brun ou violet du vitellus ; elles sont d'abord complètement séparées les unes des autres. A ce moment la séparation entre les deux éléments constitutifs du vitellus n'est pas encore complète ; les restes du protoplasme, encore unis aux éléments nutritifs, subissent, de la part des cellules protoplasmiques de la périphérie, une sorte d'attraction d'où il résulte : 1° que les cellules embryonnaires grandissent et, 2°, qu'au bout d'un certain temps le protoplasme s'est complètement séparé des éléments nutritifs du vitellus primitif. Ces cellules se délimitent de plus en plus nettement, se multiplient par division, et finissent par former autour du deutoplasme une couche cellulaire continue.

En résumé donc, la vésicule germinative se divise en un grand nombre de noyaux distincts les uns des autres, avant que le protoplasme se délimite nettement autour de ces noyaux, pour former des cellules distinctes.

Le blastoderme consiste d'abord en un certain nombre de cellules distinctes par leur noyau, mais plus ou moins confondues par leur contenu en une masse protoplasmique commune. Il est clair que le deutoplasme ne prend nullement part à la division de la cellule-œuf, et que, par conséquent, il n'y a pas ici de fractionnement.

Ce mode de formation du blastoderme est très-voisin de celui que M. Mecznikow a décrit chez les Cécidomyes et les Aphides, avec cette seule différence que, chez ces insectes, les fractions de la vésicule germinative se portent à la périphérie de l'œuf, *sans être entourées d'une couche distincte de matière protoplasmique*. Mais quand elles sont près de la périphérie de l'œuf, alors la séparation entre les deux éléments constitutifs du vitellus s'opère ; le protoplasme se porte à la périphérie pour y former une zone protoplasmique commune, entourant de toutes parts la masse deutoplasmatique, qui s'accumule au centre. Plus tard, cette zone protoplasmique, d'abord commune, se divise autour des noyaux pour former autour de chacun d'eux une cellule distincte.

Tout nous porte à croire avec M. Mecznikow, que le blastoderme se forme de la même manière chez tous les insectes. Le blastème de M. Weissmann

n'est très-probablement que le protoplasme de la cellule-œuf, se séparant à un moment donné des éléments deutoplasmatiques, pour constituer à la périphérie de l'œuf une zone continue, et il est bien difficile d'admettre la formation libre des noyaux dans ce blastème.

Le blastoderme ne se produit donc pas chez les insectes à la suite d'un fractionnement du vitellus. Le protoplasme se sépare complètement du deutoplasme avant de se diviser pour former les cellules blastodermiques.

Résumé. — Partout les premiers phénomènes embryonnaires consistent dans la multiplication par division de la cellule-œuf, qui est constituée d'un corps protoplasmique, d'un noyau vésiculaire (la vésicule germinative) et d'un nucléole (le corpuscule de Wagner).

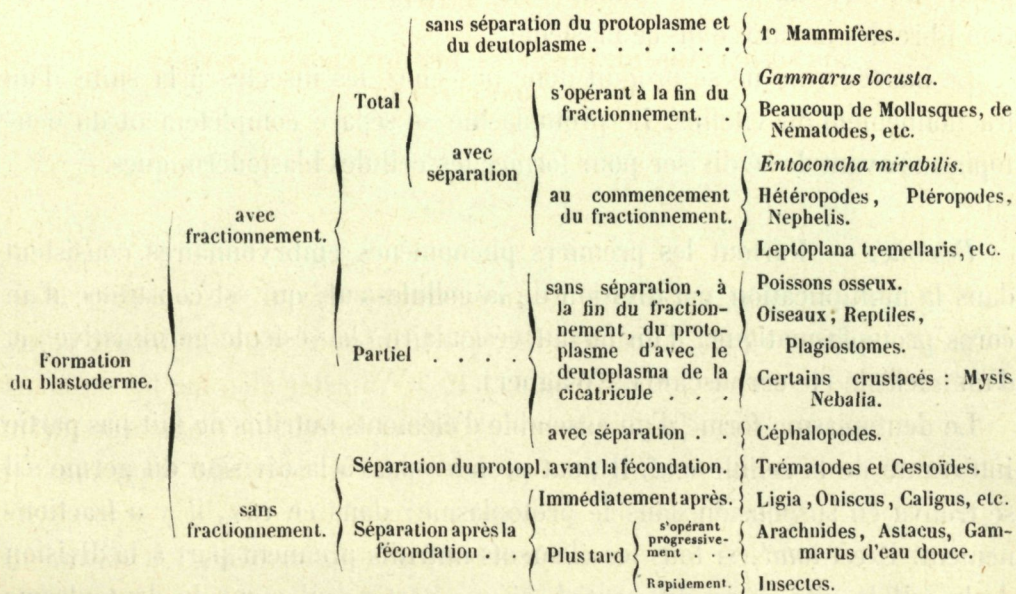
Le deutoplasme formé d'un ensemble d'éléments nutritifs ne fait pas partie intégrante de la cellule-œuf. Il peut prendre part à la division du germe s'il se trouve en suspension dans le protoplasme; dans ce cas, il y a fractionnement. Il est *total*, si tous les éléments nutritifs prennent part à la division de la cellule-œuf; il est dit *partiel*, si une partie seulement du deutoplasme reste en suspension dans le protoplasme pendant que la cellule-œuf se multiplie.

Mais dans beaucoup d'œufs le deutoplasme ne prend point part à la division du germe, soit qu'il ait été séparé du protoplasme avant la fécondation, soit qu'il s'en sépare immédiatement après.

Les œufs qui présentent le fractionnement partiel, où une partie du deutoplasme prend part à la division de la cellule, font la transition entre ceux qui présentent le fractionnement total, où tous les éléments nutritifs restent en suspension dans le protoplasme pendant que la cellule-œuf se divise, et ceux où la substance nutritive ne participe pas à la multiplication de la cellule.

Le fractionnement total, comme le fractionnement partiel, ne s'accomplit pas toujours de la même manière. Certaines différences dépendent de la quantité plus ou moins considérable d'éléments nutritifs en suspension dans le protoplasme, et quand le blastoderme se développe sans fractionnement, on observe dans son mode de formation des différences assez considérables.

Le tableau suivant résume ces différences, en montrant les rapports que nous avons signalés entre les différents modes de formation du blastoderme.



Il suffit de jeter un coup d'œil sur ce tableau, pour voir que l'on ne peut fonder sur l'existence ou la non-existence du fractionnement, ni sur les caractères de ce phénomène, ni sur le mode de formation du blastoderme, une classification des animaux. Certains *Gammarus* présentent le fractionnement total, d'autres n'en montrent aucune trace; chez certains Gastéropodes, comme l'*Entoconcha*, le fractionnement s'opère tout autrement que chez la généralité de ces animaux. Le blastoderme se forme d'après un procédé tout différent chez le *Gammarus locusta* et chez les *Gammarus* d'eau douce; tout autrement chez le *Leptoplana tremellaris* que chez la plupart des Planaires.

TROISIÈME PARTIE.

SIGNIFICATION DE L'OEUF ET DES DIVERSES PARTIES
QUI LE CONSTITUENT.

Ce ne fut qu'après l'apparition des mémorables travaux de von Baër, Purkinje, R. Wagner, Coste, Prévost, Dumas et Rusconi sur les animaux vertébrés; de Rathke, Hérold, von Siebold et P.-J. Van Beneden sur les animaux inférieurs que les bases de l'ovologie et de l'embryogénie comparée furent définitivement jetées. La constitution de l'œuf des animaux supérieurs et d'un certain nombre d'animaux inférieurs était connue, et l'on entrevoyait que partout l'œuf se constitue des mêmes parties essentielles : d'une membrane, d'un vitellus et d'une vésicule germinative, tenant en suspension un ou plusieurs corpuscules réfringents. D'un autre côté, le fractionnement que Prévost et Dumas avaient constaté chez les Batraciens, venait d'être découvert chez des poissons par Rusconi et von Baër; von Siebold venait de le signaler chez des Nématodes; Dumortier, Van Beneden et Windischman chez des Gastéropodes.

Mais quel mystère que cette segmentation, s'opérant partout avec les mêmes caractères ! Quelle relation pouvait-elle avoir avec la formation de l'embryon, et quel pouvait être son but ? C'était là une énigme qui paraissait impénétrable, et l'on ne savait pas plus pourquoi le vitellus se divise qu'on ne devinait pourquoi l'œuf renferme une vésicule destinée à disparaître. Rien ne faisait comprendre la signification de l'œuf.

Mais en 1839 parut le livre de M. Schwann, et la découverte que tous les tissus des animaux procèdent de cellules devait opérer dans la science une révolution radicale : la théorie cellulaire de M. Schwann devait jeter sur l'anatomie et la physiologie, aussi bien que sur l'embryogénie, une lumière toute nouvelle, et suffire à immortaliser le nom de son auteur.

La théorie cellulaire fut établie, et l'obscurité profonde qui entourait la question de la signification de l'œuf et le but du fractionnement disparut en même temps. Se basant sur l'étude de sa constitution, M. Schwann proclama le premier que l'œuf est une cellule; et comme tous les tissus ne sont qu'un composé de cellules, il devenait clair que le but de la segmentation était de multiplier la cellule-œuf. Bergmann, Reichert et Remak contribuèrent surtout à montrer le rôle que joue la segmentation dans la production des cellules.

Mais si un grand nombre de physiologistes, à l'exemple de M. Schwann, considèrent l'œuf comme une cellule simple, d'autres, avec Henle, regardent l'œuf comme un composé de cellules, et voient dans la vésicule germinative une cellule complète. Dans le nombre nous citerons Bischoff, Steinlein, Stein, etc.

Il est nécessaire de maintenir le milieu entre les deux opinions, et de considérer certains œufs comme des cellules simples, d'autres comme des cellules complexes. Peut-on, par exemple, considérer comme une cellule simple l'œuf des Trématodes et des Cestoides, quand on le voit se former par l'union dans une coque commune d'une cellule protoplasmique et d'autres cellules, formées par des glandes distinctes, qui ont porté à tort le nom de vitellogènes?

L'étude que nous avons faite du mode de formation de l'œuf et des premiers phénomènes embryonnaires donne clairement la solution du problème.

Dans tout œuf, qu'il soit de Mammifère ou d'oiseau, de Crustacé ou de Trématode, nous trouvons une cellule protoplasmique, dont la vésicule germinative est le noyau, le corpuscule de Wagner le nucléole. Cette cellule, que nous avons appelée le germe ou cellule-œuf, et que l'on peut considérer comme étant la première cellule de l'embryon, *se forme partout de la même manière; elle présente toujours les mêmes caractères, et donne naissance, en se divisant, aux premières cellules de l'embryon.*

Mais le vitellus de l'œuf se constitue de deux éléments: l'un, protoplasmique, représente le corps de la cellule-œuf; l'autre, nutritif, forme ce que nous avons appelé le *deutoplasme* de l'œuf. Ce deutoplasme est la partie accessoire du vitellus; aussi le voyons-nous manquer quelquefois, naître dif-

féremment, présenter avec le protoplasme des rapports bien peu uniformes, et se conduire bien différemment dans le cours des premiers phénomènes embryonnaires.

Formation. — Tantôt il prend naissance à l'intérieur même du protoplasme, et il est élaboré par la cellule-œuf elle-même; d'autres fois il est formé par des cellules spéciales, soit dans une glande particulière (deutoplasmigène), soit dans la même glande où se forment les germes, mais dans une partie spéciale de cet organe.

Rapports avec le protoplasme de la cellule-œuf. — Tantôt il se trouve dans l'œuf mûr, en suspension dans le protoplasme; tantôt il ne se confond pas avec lui. Quelquefois il est formé de cellules parfaitement caractérisées; le plus souvent il se constitue de gouttelettes et de granules réfringents ou bien encore d'éléments vésiculaires, qui n'ont rien de commun avec de vraies cellules.

Rôle dans le développement. — Enfin, nous l'avons vu se conduire très-différemment pendant que s'accomplissent les premiers phénomènes embryonnaires; mais toujours sa fonction est la même : il joue un rôle purement passif; il sert à nourrir le blastoderme et l'embryon et à fournir, par la combustion des éléments dont il se constitue, les forces nécessaires à la production de tous les éléments de l'embryon et à l'accomplissement de tous les phénomènes de la vie fœtale.

Ce deutoplasme, qui fait quelquefois défaut, peut être formé de cellules distinctes et prendre naissance dans un organe spécial; et, quoiqu'il fasse partie de l'œuf, il ne peut être regardé comme une partie intégrante de la cellule-œuf.

Il en résulte que la proposition généralement admise : « *tout œuf est une cellule*, » n'est pas empreinte de ce cachet d'exactitude qui doit caractériser tout principe scientifique.

Mais dans tout œuf il existe une CELLULE-OEUF, un germe qui est la première cellule de l'embryon.

A côté de cette cellule, il existe dans l'œuf un amas de matières nutritives

pouvant se trouver mélangées avec le protoplasme de la cellule-œuf et se former à son intérieur, comme cela s'observe chez beaucoup d'animaux vertébrés. Dans ce cas on peut le comprendre dans la cellule, et dire avec Schwann, qui a eu spécialement en vue les animaux vertébrés, que *l'œuf est une cellule*.

Mais si le deutoplasme se trouve en dehors de la cellule-œuf, il ne peut être considéré comme faisant partie intégrante du germe, et lui-même peut être composé de cellules, comme nous en voyons des exemples chez plusieurs animaux inférieurs qui se distinguent par leur extrême fécondité. Dans ce cas, évidemment, l'œuf n'est pas une cellule, mais un agrégat de cellules.

EXPLICATION DES PLANCHES.

PLANCHE 1.

Amphistoma subclavatum.

Fig. 1. Germigène. Gr. = 530. Le fond de la glande est occupé par les noyaux cellulaires (vésicules germinatives) en suspension dans un protoplasme commun *b*. Au point d'origine du germiducte on voit les cellules germinatives *c*; elles ont pour noyau la vésicule germinative, pour nucléole le corpuscule de Wagner. Celui-ci présente une tache claire. La glande est entourée d'une couche de tissu conjonctif *a*.

— 2. Appareil sexuel femelle à un faible grossissement.

gg, germigène;

gd, germiducte;

pg, deutoplasmigène;

pd, deutoplasmiducte;

ps, deutoplasmisac;

ov, oviducte; *a* et *b* sont deux jeunes œufs en voie de formation, que nous avons représentés grossis, fig. 9 et 10.

c est un œuf nouvellement formé, revêtu de sa coque et qui subit la fécondation.

Nous l'avons représenté plus fortement grossi à la fig. 11.

— 5. Terminaison, dans l'oviducte, du germiducte et du deutoplasmiducte.

gd, germiducte;

pd, deutoplasmiducte;

od, oviducte;

c, cercle de cils vibratiles;

o, œuf en voie de formation.

— 4. Contenu d'une vésicule deutoplasmigène. Cellules qui élaborent le deutoplasme à divers degrés de développement.

— 5. Développement des cellules deutoplasmatiques.

— 6. Cellules du *deutoplasmisac*, rompues par la compression. On reconnaît qu'elles étaient circonscrites par une membrane véritable, et qu'elles sont pourvues d'un noyau à nucléole.

- Fig. 7. Vésicule deutoplasmigène au grossissement de 550. On reconnaît à la périphérie une couche de cellules plus pâles, représentant l'épithélion.
- 8. Cellules germinatives à différents états de développement. Elles se forment aux dépens d'un protoplasme à noyaux, représenté en *a*.
 - 9 et 10. OEufs en voie de formation.
 - 11. OEuf nouvellement formé. A l'un des pôles on reconnaît la cellule germinative en partie entourée de cellules deutoplasmatiques. Au pôle opposé on trouve le micropyle, qu'entoure un véritable cône de spermatozoïdes.
 - 12, 13 et 14. OEufs fécondés montrant la désorganisation progressive des cellules deutoplasmatiques. La cellule germinative s'écarte peu à peu du pôle de l'œuf.
 - 14. On voit apparaître, à la surface de la cellule allongée, le sillon qui doit la diviser en deux parties inégales.
 - 15-21. OEufs montrant les divisions successives de la cellule germinative. La fig. 20 montre le commencement du fendillement du deutoplasme.

PLANCHE II.

1-6. *Amphistoma subclavatum*. — 7-15. *Polystomum integerrimum*. — 16-31. *Distoma cygnoïdes*.

- Fig. 1. OEuf de l'*Amphistoma subclavatum*, montrant le deutoplasme fendillé, formant de petites masses irrégulières. Il entoure de tous côtés un amas de petites cellules provenant toutes de la multiplication par division de la cellule germinative.
- 2. Un œuf un peu plus avancé; on ne distingue plus aussi nettement les cellules embryonnaires.
 - 3. OEuf au même état de développement, écrasé. Il renfermait déjà un embryon cilié, qu'on reconnaît à côté des débris de la coque.
 - 4-5. OEufs renfermant des embryons plus avancés dans leur développement. Le reste de la matière nutritive est refoulé à droite.
 - 6. Un embryon cilié qui a atteint le terme de son développement. On voit que la masse cellulaire qui le constitue est indépendante de la robe ciliée.
 - 6^{bis}. Cellules du même isolées et fortement grossies (450).
 - 7. Germigène du *Polystomum integerrimum* vu à un faible grossissement. A côté de lui nous avons dessiné un œuf, vu au même grossissement, pour montrer leurs dimensions relatives.
- a*, germigène;
b, œuf;
c, cellule germinative mûre.
- 8. Protoplasme à noyaux aux dépens duquel se forment les germes. On distingue des noyaux en voie de multiplication par division (gr. 550).
 - 9. Cellules germinatives fortement développées encore insérées autour d'une masse protoplasmatique commune, une sorte de rachis (gr. 550).

Fig. 10. Amas de cellules germinatives arrivées à maturité, montrant la forme et la disposition qu'elles affectent, si on les examine immédiatement après qu'on a rompu les parois du germigène.

- 11. Cellules germinatives inégalement développées.
- 12. Formes successives affectées par une même cellule, montrant manifestement qu'elle est dépourvue de membrane.
- 13. Cellules deutoplasmatiques à différents états de développement.
- 14. OEuf nouvellement formé. Les cellules deutoplasmatiques ne sont pas encore désorganisées.
- 15. OEuf plus avancé. Les cellules deutoplasmatiques se sont fondues en une masse commune. La cellule germinative n'occupe plus l'un des pôles de l'œuf. Elle est entourée de tous côtés de matières nutritives. Près de l'un des pôles de l'œuf on reconnaît un épaississement de la coque.

16-31. *Distoma cygnoïdes*.

- 16. Protoplasme à noyaux aux dépens duquel se forment les germes.
- 17-18. Cellules germinatives à différents états de développement. La fig. 18 montre que les germes à maturité peuvent se multiplier par division.
- 19-20. OEufs mûrs montrant les deux positions que la cellule germinative peut occuper relativement au deutoplasme.
- 21. OEuf montrant la division du nucléole (tache de Wagner).
- 22. OEuf montrant la division du noyau (vésicule germinative).
- 23. La cellule germinative tout entière s'est divisée.
- 24-29. OEufs montrant les divisions successives de la cellule germinative; en même temps la masse nutritive diminue et le volume de l'œuf augmente.
- 30-31. OEufs montrant des embryons ciliés, inégalement développés.

PLANCHE III.

1-11. *Udonella Caligorum*. — 12-22. *Tænia bacillaris*. — 23-24. *Bothriocephalus latus*.

Fig. 1. Germigène. — Les cellules germinatives, en se comprimant mutuellement, ont affecté une forme polyédrique.

- 2. Cellules germinatives inégalement développées.
- 3. Portion du deutoplasmigène. On reconnaît à la périphérie une couche de cellules plus pâles, représentant l'épithélion.
- 4. Cellules deutoplasmatiques à divers états de développement.
- 5. Cellules vitellines en voie de désorganisation, provenant des deutoplasmiductes.
- 6. Un œuf complet de l'*Udonella Caligorum*. On distingue nettement, au milieu des cellules vitellines en voie de désorganisation, une cellule germinative présentant un noyau transparent (vésicule germinative) et un gros nucléole réfringent (corpuscule de Wagner). Le filament que l'œuf porte à l'un de ses pôles est terminé par une petite expansion en forme d'entonnoir, au moyen de laquelle l'œuf se fixe sur le corps des Caliges.

- Fig. 7. La cellule germinative devient moins nette et les cellules vitellines tendent à se fondre en une masse commune. Son nucléole semble s'être divisé.
- 8. Le même œuf, observé une heure plus tard; la cellule germinative s'est divisée en deux cellules-filles. On ne reconnaît plus de traces des cellules vitellines.
 - 9-10. OEufs montrant une masse cellulaire qui provient de la cellule germinative.
 - 11. OEuf montrant un embryon sur le point de naître.

12-22. *Tænia bacillaris*.

- Fig. 12. Un œuf montrant deux cellules nées de la cellule germinative, en suspension dans un liquide nutritif granuleux.
- 13-15. OEufs de plus en plus avancés. Le nombre de cellules embryonnaires croît rapidement en même temps que la matière nutritive diminue peu à peu. La fig. 15 représente un œuf entièrement rempli de cellules.
 - 16. On voit aux deux pôles de l'œuf la coque se prolonger pour former les bâtonnets. En même temps la capacité de l'œuf augmente.
 - 17. Les bâtonnets sont entièrement formés; ils sont raides et présentent partout le même diamètre. La masse cellulaire se divise en deux couches distinctes.
 - 18. Autre œuf au même degré de développement; la coque se racornit jusqu'à la base des bâtonnets. Aux deux pôles de l'œuf on reconnaît des cellules plus volumineuses.
 - 19. Un œuf au même degré de développement, remarquable par le développement des bâtonnets. A l'un des pôles de l'œuf, on observe, entre la coque et la couche cellulaire périphérique, deux grandes cellules dont la signification m'est restée inconnue.
 - 20. Le volume de l'œuf a considérablement augmenté. La couche cellulaire externe s'écarte de la masse centrale; entre les deux couches s'amasse un liquide. Les bâtonnets se transforment en vésicules pédiculées.
 - 21. Un œuf un peu plus avancé. On reconnaît l'embryon hexacanthé; une membrane anhiste, formée probablement par sécrétion, le recouvre immédiatement.
 - 22. OEuf mûr. Les bâtonnets sont flétris. La membrane cellulaire n'est plus guère reconnaissable. Plusieurs couches de substance sécrétée entourent l'embryon.
 - 23 et 24. Embryons de *Bothriocephalus latus* (d'après Knoch). La fig. 23 montre manifestement les deux couches cellulaires que nous avons reconnues dans les œufs du *Tænia bacillaris*. La fig. 24 montre que c'est la couche cellulaire externe qui fournit la robe ciliée.

PLANCHE IV.

Cestoïdes et Turbellariés.

- Fig. 1. Appareil sexuel femelle de *Caryophylleus mutabilis*.

gg, germigène;
 gd, germiducte;
 pg, deutoplasmigène;
 pd, deutoplasmiducte;
 od, oviducte.

Fig. 2. Protoplasme à noyaux aux dépens duquel se forment les germes (*Caryophyllus mutabilis*) (gr. 550).

— 3. Cellules-germes (gr. 550).

— 4. OEufs complets du même (gr. 550).

— 5. OEufs de *Bothriocephalus punctatus*. On y reconnaît les cellules germinatives pourvues d'un noyau (vésicule germinative) à nucléole (corpuscule de Wagner).

— 6. Appareil sexuel femelle de l'*Echeneibothrium variabile*.

gg, germigène;

gd, germiducte;

pg, deutoplasmigène;

pd, deutoplasmiducte;

od, oviducte.

On reconnaît dans les cellules germinatives un petit noyau à nucléole parfaitement reconnaissable.

— 7-9. OEufs de *Solenophorus* contenant des embryons à divers degrés de développement. Les figures 7 et 8 montrent le deutoplasme fendillé en petites masses polyédriques irrégulières, ce qui fait ressembler beaucoup ces œufs à ceux de l'Amphistome. Dans l'œuf représenté fig. 9, le deutoplasme s'est fondu en une masse commune, et l'embryon hexacanthé s'est entouré d'une membrane anhiste.

— 10. *Macrostomum Claparedii*, Ed. Van Ben.

g, bouche; *i*, tube digestif; *ov*, ovaire. On voit que c'est seulement quand le protoplasme s'est fendillé autour des vésicules germinatives, qu'il commence à se charger de globules réfringents (éléments nutritifs). Dans le germigène *gg* on ne trouve pas de traces d'éléments deutoplasmatiques.

v, ouverture sexuelle femelle; *t*, testicules; *p*, pénis; *y*, yeux.

La partie postérieure du corps de l'animal est pourvu de papilles préhensiles de manière que l'animal peut s'en servir comme d'une ventouse.

— 11. Appareil sexuel femelle de *Prorhynchus stagnalis*, d'après Max Schultze.

— 12. Capsule ovarienne de *Tetrastemma obscurum*.

i, tube digestif avec ses cœcums latéraux entre lesquels se trouvent logées les capsules ovariennes;

co, membrane anhiste circonscrivant la capsule ovarienne. Elle est primitivement une membrane cellulaire;

a, liquide incolore séparant les œufs dans la capsule : albumine?

mv, membrane vitelline;

tc, tissu conjonctif formant une légère couche tout autour de la capsule.

PLANCHE V.

*Turbellariés. — Nématodes.*Fig. 1. *Prostomum Caledonicum*. Clprd.

b, bouche; *ph*, pharynx; *td*, tube digestif; *tp*, trompe; *y*, yeux pourvus d'un cristallin; *gn*, ganglion nerveux. Les deux ganglions sont reliés entre eux par une forte commissure et donnent naissance, en avant et en arrière, à un cordon nerveux assez volumineux;

ov, germigène; *v*, deutoplasmigènes formant des canaux anastomosés; *t*, testicule; *p*, pénis; *om*, ouverture sexuelle mâle.

- 2. Appareil sexuel femelle d'un autre individu, montrant dans l'ootype un œuf en voie de formation.

g, germigènes; *v*, canaux excréteurs des deutoplasmigènes; *o*, ootype. On y voit un œuf dont le protoplasme est déjà fortement chargé d'éléments nutritifs. Les globules réfringents sont surtout abondants à la périphérie. Aux points où les canaux excréteurs des deutoplasmigènes s'abouchent dans l'ootype, on en peut distinguer les limites de l'œuf.

- 3-4. Germigènes d'un autre individu, dessinés à un fort grossissement (F et 1 de Zeiss.). Au fond de la glande on distingue le protoplasme à noyaux. Aux points où s'abouche le canal excréteur on distingue trois germes mûrs.
- 5. Portion du deutoplasmigène du même. On y distingue nettement des cellules sécrétoires.
- 6. Capsule ovarienne de *Polycelis lævigata*.
- 7-10. Capsules ovariennes de *Tetrastemma obscurum* à différents états de développement. Les figures 7-8 montrent que ces capsules sont primitivement de simples cellules.
- 11. Partie terminale du germigène du *Dachnites* du Congre. On y reconnaît des noyaux cellulaires en suspension dans un protoplasme commun (gr. 550).
- 12. Portion du germigène où les germes sont séparés les uns des autres par des sillons incomplets.
- 13. Coupe du tube sexuel dans une région du vitellogène où les œufs, incomplètement séparés les uns des autres, sont insérés autour d'une partie commune formant le rachis.
- 14. Groupe d'œufs en étoile produit par la rupture du rachis.
- 15. Oœuf pris dans la partie inférieure du vitellogène.
- 16. Oœuf mûr pris dans la matrice. Il n'est plus possible d'y retrouver la vésicule germinative. On y reconnaît deux membranes dont l'externe est un chorion, l'interne une membrane vitelline.
- 17. Coupe du vagin (préparation alcoolique).
- 18. Coupe du tube sexuel dans la région supérieure de la matrice qu'on pourrait considérer comme faisant fonction de vésicule séminale. La membrane anhiste est recou-

verte extérieurement d'une couche musculaire; elle est tapissée intérieurement d'une couche de cellules épithéliales à conules. A l'intérieur du tube on voit deux œufs, et à côté des spermatozoïdes en grand nombre.

Fig. 19-20. Germigène de *Coronella musteli*.

PLANCHE VI.

NÉMATODES.

1-9''. *Ascaris rigida*. — 10-23. *Cucullanus elegans*. — 24-25. *Hedruris androphora*. —
26. *Ascarophis*. Nov. gen.

- Fig. 1. OEuf complet montrant la vésicule germinative et deux membranes. Un chorion et une membrane vitelline.
— 2. OEuf montrant la division de la vésicule germinative ?
— 3, 4, 5 et 6. OEufs montrant différentes phases successives du fractionnement total du vitellus.
— 7. OEuf à une phase assez avancée du fractionnement, vu à sa surface.
— 8-9. OEufs vus sur une coupe idéale. Une partie des éléments nutritifs s'est séparée du protoplasme pour s'amasser au centre.
— 9' et 9''. Embryons à des états de développement très-différents.

Cucullanus elegans.

- 10. Partie terminale du germigène.
— 11. Portion de l'ovaire situé à une certaine distance de l'extrémité aveugle du tube. On distingue des germes en voie de multiplication par division.
— 12. Portion inférieure du germigène et supérieure de l'oviducte. o, œufs; c, cellules épithéliales de l'oviducte.
— 13. Portion de l'oviducte montrant les cellules épithéliales. Les œufs sont obligés de s'allonger pour traverser ce canal.
— 14. OEuf retiré de la partie inférieure du germigène (ovaire).
— 15. Deux œufs reliés par une petite masse protoplasmique commune (portion du rachis).
— 16. Groupe d'œufs insérés sur un rachis. L'un d'eux est en voie de multiplication.
— 17. OEuf mûr entouré de sa membrane vitelline.
— 18-20. OEufs montrant la multiplication par division de la cellule-œuf. Le volume de l'œuf croît peu à peu.
— 21-25. Embryons à différents états de développement. Les figures 17-25 sont dessinées au même grossissement (520?).
— 24 et 25. OEufs de l'*Hedruris Androphora*.
— 26. OEufs de l'*Ascarophis morrhuae*. (Nov. gen.)

PLANCHE VII.

Crustacés.

Chondracanthus cornutus.

- Fig. 1. Partie terminale du germigène d'un tout jeune *Chondracanthus cornutus*. On voit les diverticules latéraux de l'ovaire se former aux dépens de la partie terminale élargie. On reconnaît à l'extrémité du germigène et des diverticules latéraux un protoplasme commun à noyaux, aux dépens duquel se forment les germes (gr. 550).
- 2. Diverticules latéraux de l'ovaire d'un individu un peu plus âgé. C'est à l'intérieur de ces organes que les germes se chargent d'éléments vitellins nutritifs (gr. 550).
 - 3. Mêmes organes chez un individu adulte (gr. 550).
 - 4. *a, b, c, d, e, f, g, h.* Formes successives affectées par une même cellule germinative, maintenue en suspension dans une solution faible de chlorure de sodium.
 - 5. *a, b, c, d, e, f.* Formes successives d'une autre cellule dans les mêmes conditions.
 - 6. *a, b, c.* Cellules germinatives se moulant peu à peu, pour les absorber, sur des corpuscules solides.
 - d.* Autre cellule montrant à sa périphérie et à son intérieur un grand nombre de granulations de carmin.
 - 7. *a, b, c, d.* Différents états de développement des œufs. *a* et *b* sont dessinés à un grossissement de 550. *c* et *d* sont grossis 240 fois.
 - 8. Granules vitellins en suspension dans le protoplasme de l'œuf, représenté, fig. 7, *d*.
 - 9 et 10. OEufs montrant respectivement le fractionnement en deux et en quatre segments.
 - 11. OEuf présentant la division en huit segments. On voit apparaître à la surface de chaque segment deux sillons se coupant à angle droit.
 - 12. OEuf montrant le fractionnement en 52 segments.
 - 13. Un globe vitellin d'un œuf présentant la division en huit, sur le point de se fractionner directement en quatre segments, dans chacun desquels on reconnaît déjà un noyau.
 - 14. Globes d'un œuf présentant la division en seize, pour montrer que la division du noyau précède celle du segment lui-même.
 - 15. Noyaux en voie de multiplication par division (gr. 550).
 - 16. Préparation à l'acide acétique.
 - OEuf où le fractionnement n'est pas terminé et où la séparation entre le deutoplasme et le protoplasme s'est déjà en partie effectuée. On reconnaît que les globes ont une forme pyramidale.
 - 17. Globes d'un œuf au même état de développement, vus à la surface.
 - 18. OEuf où le fractionnement est à peu près terminé. La séparation entre le deutoplasme et les cellules blastodermiques est à peu près complète.
 - 19. Cellules de blastoderme, vues à la surface.
 - 20. Cellules du blastoderme se débarrassant des derniers restes du deutoplasme.
 - a.* Figure destinée à faire voir la position relative des cellules et l'apparition de la membrane embryonnaire; *b* et *c*, cellules isolées (gr. 420).

PLANCHE VIII.

Congericola pallida. — *Caligus gracilis*. — *Gammarus locusta*.

Fig. 1. Congéricole vu du côté du dos, pour montrer la constitution et les rapports de l'appareil sexuel femelle.

g, germigène formé d'un tube entortillé;
gd, germiducte;
v, vitellogène. Les œufs y sont empilés à la manière de pièces de monnaie;
gc, glandes cimentipares. Elles sont en grande partie cachées par le tube digestif et le vitellogène;
l, ovisacs;
td, tube digestif;
h, anus.

- 2. Partie du cordon protoplasmique du germigène, rempli de noyaux de cellules en suspension dans un liquide protoplasmique commun (*Congericola pallida*).
- 3. Idem de *Caligus gracilis* (Det 3, Zeiss.).
- 4. Partie du même organe un peu plus avancé de Congéricole. Les limites des cellules germinatives sont bien reconnaissables.
- 5. Germigène et germiducte de *Congericola pallida*. On voit le cordon protoplasmique, entortillé dans le germigène, se continuer dans le germiducte, où les germes sont empilés à la manière de pièces de monnaie.
- 6. Portion du germigène voisine de l'origine du germiducte (gr. F et 1). On reconnaît distinctement la structure du cordon protoplasmique se continuant dans le germiducte. On distingue sous la membrane anhiste du germiducte une couche de cellules épithéliales.
- 7. Partie inférieure du germiducte se continuant avec une partie du vitellogène d'un jeune Congéricole. On voit dans le vitellogène les disques empilés du cordon ovarien se charger de globules vitellins.
- 8. Partie inférieure du germiducte se continuant avec la partie supérieure du vitellogène d'un Congéricole adulte. La limite supérieure du vitellogène est nette et tranchée. Dans le vitellogène comme dans le germiducte les œufs sont aplatis et empilés.

Caligus gracilis.

- 9, 10 et 11. Différents états de développement du blastodorme.
- 10. OEuf vu latéralement. Le blastoderme ne s'est encore étendu ni sur la face dorsale, ni sur la face ventrale. *a*, extrémité céphalique; *b*, extrémité caudale.
- 11. Embryon vu du côté du dos. *a* représente le renflement cellulaire aux dépens duquel vont se former les premiers appendices.

12-16. *Gammarus locusta*.

Fig. 12. Partie terminale d'un des utricules allongés qui constituent les ovaires. A droite se forment les germes; à gauche ils se chargent d'éléments nutritifs (gr. 240).

- a. Noyaux cellulaires (vésicules germinatives) en suspension dans un protoplasme commun;
- b. Germes isolés à différents états de développement;
- c. Cellules épithéliales du vitellogène;
- d. OEufs. On remarque que tous les œufs contenus à la fois dans le vitellogène présentent le même degré de développement.

— 15. Portion du germigène plus fortement grossi (gr. 340).

- a. Noyaux en suspension dans le liquide protoplasmaticque commun;
- b et b'. Germes à différents états de développement;
- c. Cellules épithéliales du vitellogène, bien distinctes par leur noyau;
- d. OEufs;
- e. *Tunica propria*.

— 14. Couche de tissu conjonctif recouvrant extérieurement les ovaires (*Asellus aquaticus*).

— 13. Cellules épithéliales du vitellogène :

- a. *Tunica propria*;
- b. Cellules épithéliales.

— 16. Vésicules réfringentes du deutoplasme observées dans l'humeur aqueuse, après la rupture des parois d'un œuf. Chaque vésicule est entourée d'une couche de protoplasme.
a, b, c, d. États successifs d'une même couche.

PLANCHE IX.

Crustacés.

Fig. 1. Partie terminale de l'ovaire du *Gammarus fluvialis*. Le germigène se prolonge au delà du vitellogène.

- 2. Un œuf ovarien du même. On reconnaît facilement que le vitellus se constitue d'un élément protoplasmaticque et d'éléments nutritifs. Cet œuf est encore dépourvu de membrane (gr. 240).
- 3. Cellules épithéliales de l'oviducte du *Gammarus locusta*.
- 4-7. OEufs de *Gammarus locusta* montrant différentes phases du fractionnement total.
- 8. L'élément protoplasmaticque entraînant le noyau du globe commence à se séparer des éléments nutritifs; les cellules du blastoderme s'accusent clairement à la périphérie.
- 9. OEufs montrant le blastoderme après la formation de la membrane embryonnaire (l). Le deutoplasme a subi le phénomène du fendillement.
- 10. Le blastoderme a pris un développement considérable; le sillon ventral a apparu, et on reconnaît les premiers rudiments des membres et du prétendu appareil micro-pylaire.

Fig. 11 *a, b, c*. Globe vitellin où s'accomplit la séparation entre le protoplasme et le deutoplasme. En *b* on voit déjà très-distinctement le noyau du globe en suspension dans un liquide protoplasmique débarrassé d'éléments nutritifs. En *c* on reconnaît la membrane embryonnaire qui vient de se former.

- 12. Cellules du blastoderme d'un œuf qui a atteint un état de développement plus avancé que celui qui a été représenté à la fig. 9.
- 13. Cellules de la lame cellulaire dorsale de l'embryon représenté fig. 10.

14-18. *Ligia*.

- 14. OEuf montrant quelques cellules sortant du deutoplasme.
- 15 et 17. OEufs montrant la zone cellulaire qui, en s'étendant progressivement, doit donner naissance au blastoderme (gr. 240).
- 16 et 18. Cellules du blastoderme des œufs représentés fig. 15 et fig. 17, vues avec un gross. de 350.

PLANCHE X.

Crustacés.

Fig. 1-4. OEufs montrant le mode de formation du blastoderme chez le *Gammarus fluvialis*.

1. La quantité de protoplasme entourant chaque noyau est très-minime. (Cet œuf est vu par réfraction.)
 2. La couche protoplasmique augmente rapidement.
 3. Les cellules protoplasmiques se sont multipliées, surtout sur le côté gauche de l'œuf. On en voit qui sont en voie de multiplication par division. (Vu par réflexion.)
 4. Le blastoderme est entièrement formé à la face de gauche. Les cellules forment une couche continue.
- 5-7. Formation du blastoderme chez le *Mysis ferruginea*
 5. OEuf montrant le commencement du fractionnement partiel. On reconnaît facilement dans le protoplasme des deux globes vitellins un certain nombre d'éléments nutritifs. On distingue les noyaux des deux globes.
 6. OEuf montrant un état plus avancé du fractionnement. Les cellules encore chargées de globules réfringents forment sur la masse deutoplasmatique une zone d'une certaine étendue.
 7. Le blastoderme est complètement formé. Au point où va se développer l'épaississement cellulaire ventral, les cellules ont revêtu une forme arrondie; elles sont larges et fortement aplaties sur le reste de la surface de la masse deutoplasmatique.
 - 8-13. OEufs du *Palemon Serratus* à différents états de développement.

14-19. *Mysis vulgaris*.

- 14. Appareil sexuel femelle à un faible grossissement.

a, germigène.
b, vitellogènes.
c, oviductes.

Fig. 15. Portion de l'appareil femelle fortement grossie (520).

- A. Germigène. *a*, noyaux en suspension dans un liquide protoplasmatique commun.
a', germes entièrement développés.
- B. Vitellogène. *b*, œufs.
b', cellules épithéliales. Le noyau seul est nettement reconnaissable.
- 16. Germes à différents états de développement.
- 17. Cellules épithéliales du vitellogène. Pour faire ressortir les contours des cellules, il a fallu traiter par une solution ammoniacale de carmin, laver ensuite, et enfin traiter par une faible solution d'acide acétique.
- 18. Vésicule germinative d'un œuf mûr; autour d'elle on reconnaît une couche protoplasmatique à peu près dépourvue d'éléments nutritifs. Plus en dehors, le protoplasme est fortement chargé d'éléments vésiculaires très-réfringents.
- 19. Éléments deutoplasmatiques, de nature albuminoïde, à différents états de développement.
- 20. Un œuf de *Crangon vulgaris* montrant le fractionnement total du vitellus. Les globes ont la forme de pyramides, et on distingue au centre de l'œuf un amas d'éléments nutritifs qui sont déjà séparés des globes.
- 21. Jeunes germes de *Crangon vulgaris*. La vésicule germinative est remplie de granulations.
- 22. *a, b, c, d, e*, formes successives affectées par un germe du *Crangon vulgaris* (gr. 550).
- 23. Jeune œuf du même. Le corpuscule de Wagner, très-volumineux, présente une petite cavité centrale, qui apparaît comme une tache pâle.

PLANCHE XI.

1-25. Mammifères. — 26-35. Oiseaux.

Fig. 1. Follicule de de Graaf de *Vespertilio murinus*.

- a*, *tunica propria*.
- b*, cellules de la couche granuleuse.
- c*, *zona pellucida*. Le contour externe est très-pâle.
- d*, vitellus.
- e*, vésicule de Purkinje.
- f*, corpuscule de Wagner.
- 2. Œuf mûr du même animal.
- 3. Portion d'un follicule de de Graaf, et restes d'un œuf rompu par la pression, du même animal.
- a*, vésicule germinative.
- b*, *zona pellucida*.
- c*, tunique propre du follicule.
- d*, cellules de la couche granuleuse.
- 4. Follicule de de Graaf de *Phocæna communis*.

Fig. 5. Tout jeune follicule du même.

- 6. OEuf mûr de *Delphinus (Lagenorhynchus) albirostris*.
- 7. Micropyle d'un œuf de vache.
- 7^{bis}. id. à un plus fort grossissement.
- 8a. Portion de la zone pellucide d'un œuf de vache présentant les pores à canalicules dans lesquelles sont engagés des prolongements des cellules du disque prolifère.
- 8b. Cellules isolées du disque prolifère.
- 9. Portion d'un tube ovarien d'un très-jeune veau (gr. 450).
- 10. Tube ovarien d'un veau un peu plus âgé (gr. 450). On reconnaît en a de jeunes vésicules germinatives en suspension dans un protoplasme commun.
- 10b. vésicule germinative où l'on reconnaît distinctement une tache de Wagner. Le protoplasme commence à se délimiter autour d'elle;
- 10c. chaînes d'œufs;
- 10d. noyaux de cellules épithéliales.
- 11. Portion d'un tube ovarien à épithélium parfaitement développé du veau (gr. 450).
- 11a. portion du tube renfermant encore plusieurs œufs;
- 11b. vésicule de de Graaf nouvellement isolée.
- 12. Tube ovarien de kangourou (*Petrogale Xanthopus*) renfermant une chaîne d'œufs en continuité avec le protoplasme commun, tenant en suspension de jeunes vésicules germinatives (gr. 450).
- 12a. noyaux en suspension dans un protoplasme commun;
- 12b. œufs en chaîne;
- 12c. noyaux de cellules épithéliales.
- 13. Portion de tube du même (gr. 350).
- 13a. cellules épithéliales;
- 13o. œuf;
- 13s. septum qui va déterminer la séparation d'un follicule f.
- 14. Deux follicules encore incomplètement séparés (kangourou) (gr. 550). Le vitellus tient en suspension des corps réfringents, g, dont nous ne connaissons aucunement la signification.
- 15. Deux follicules nouvellement formés.
- 15a. En a le vitellus des deux follicules était en continuité l'un avec l'autre (kangourou).
- 16. Un follicule isolé (kangourou) (gr. 580).
- 17. Portion d'un tube sur le point de se diviser par la formation d'un septum en s. On y reconnaît un œuf en voie de multiplication par division (kangourou) (gr. 550).

18-25. *Fœtus humain.*

- 18. Tube ovarien s'étranglant pour donner naissance à des follicules distincts (fœtus humain de six mois). Préparation faite en traitant au moyen d'une solution ammoniacale de carmin (gr. 550).

Les figures 19, 20, 21, 22 et 25 se rapportent toutes à l'ovaire d'un fœtus humain à terme et sont faites d'après des préparations au chromate acide de potasse.

- Fig. 19. Follicule renfermant deux œufs nés l'un de l'autre par division (fœtus humain à terme). Préparation au chromate acide de potassium en solution de 1 0/0.
- 20. Follicule en voie de multiplication. Il renferme deux œufs qui, l'un et l'autre, possèdent une vésicule germinative se multipliant par voie endogène (gr. 420).
 - 21. Follicule renfermant un œuf se multipliant pour donner directement trois œufs de seconde génération. Le noyau renferme trois jeunes noyaux nés par voie endogène et encore entourés par la membrane du noyau primitif.
 - 22. Follicule isolé.
 - 23. Un œuf sorti du follicule qui le contenait (gr. 350).
 - 24. Portion de tube ovarien se divisant par l'apparition d'un septum (embryon de veau).
 - 25. Trois follicules nouvellement séparés l'un de l'autre d'un jeune *Dasypus novemcinctus* L. D'après une coupe enlevée à un ovaire conservé dans l'alcool (gr. 350).

26-35. Oiseaux.

- 26. Jeune follicule du roitelet (gr. 420).
- 27. Idem un peu plus développé (gr. 350).
- 28. Éléments vésiculaires du vitellus à différents états de développement.
- 29 et 30. Éléments vésiculaires du vitellus de l'œuf mûr (roitelet). (29 latebra : 30 jaune.)
- 31. Vésicules germinatives de l'œuf du roitelet d'un diamètre de 2 à 5^{mm} (gr. 350).
- 32. Portion d'un follicule de 5^{mm} de diamètre d'un râle d'eau (*Rallus aquaticus* L).

a, tunica propria;

b, cellules épithéliales;

c, zone protoplasmique périphérique qui va donner naissance à la membrane vitelline;

d, éléments vésiculaires du jaune.

- 33. Jeune follicule du même (gr. 240).
- 34. Cellules épithéliales du même follicule, plus fortement grossies (gr. 350).
- 35 *a*, *b*, *c*. Vésicule germinative d'un œuf de poule de 2^{mm} de diamètre. Formes successives déterminées par une pression croissante.

PLANCHE XII.

Mammifères.

- Fig. 1. OEuf de *Vespertilio murinus* trouvé vers le milieu de l'oviducte. — Il montre les tout premiers phénomènes embryonnaires, consistant dans la division de la vésicule germinative, s'opérant après le retrait du vitellus et la sortie des globules polaires que l'on voit en *v*. Chaque noyau renferme un nucléole très-distinct.
- 2. OEuf de lapine avant la fécondation.

- Fig. 5. OEuf trouvé dans le tiers supérieur de l'oviducte d'une lapine tuée quatorze heures après l'accouplement. Il renferme un noyau unique allongé (vésicule germinative).
- 4. OEuf trouvé dans le tiers supérieur de l'oviducte d'une lapine tuée seize heures après l'accouplement.
- 5. OEuf d'une lapine tuée vingt heures après l'accouplement. Il présente la division en deux globes et chacun d'eux renferme un noyau bien distinct.
- C'est sous l'influence de l'eau dans laquelle nous avons placé cet œuf pour en faire l'étude, qu'il a pris ce caractère particulier de transparence et que la forme des globes et leur disposition se sont légèrement modifiées. Tous les autres ont été étudiés dans l'humeur aqueuse ou l'iodserum.
- 6. OEuf trouvé vers le milieu de l'oviducte d'une lapine tuée vingt-deux heures après l'accouplement.
- 7. OEuf trouvé dans l'oviducte vingt-cinq à vingt-six heures après l'accouplement.
- 8. OEuf présentant la division en quatre. La zone pellucide a été enlevée et les quatre globes vitellins restent encore réunis par une membrane mince et transparente (membrane vitelline). On voit les spermatozoïdes logés sous cette membrane.
- 8'. Le même après l'enlèvement de la membrane vitelline.
- 8''. Les globes sont complètement séparés les uns des autres.
- 9. Un œuf présentant la division en huit. La membrane pellucide a été complètement enlevée. La membrane vitelline déchirée entoure encore quelques globes. Sous elle on voit un grand nombre de spermatozoïdes.
- 10 et 12. Blastoderme à divers degrés de développement. Ces œufs ont été trouvés l'un à côté de l'autre dans la matrice d'une lapine tuée quatre jours après l'accouplement. On voit à la périphérie les cellules blastodermiques formant une couche unicellulaire *b*. J'ai représenté en *a* quelques cellules telles qu'elles se présentent, avec une forme polygonale, quand on les observe à la surface de l'œuf.
- 11. Cellules du blastoderme à un plus fort grossissement (450).

1. The first of these is the fact that the...
2. The second is the fact that the...
3. The third is the fact that the...
4. The fourth is the fact that the...
5. The fifth is the fact that the...
6. The sixth is the fact that the...
7. The seventh is the fact that the...
8. The eighth is the fact that the...
9. The ninth is the fact that the...
10. The tenth is the fact that the...
11. The eleventh is the fact that the...
12. The twelfth is the fact that the...
13. The thirteenth is the fact that the...
14. The fourteenth is the fact that the...
15. The fifteenth is the fact that the...
16. The sixteenth is the fact that the...
17. The seventeenth is the fact that the...
18. The eighteenth is the fact that the...
19. The nineteenth is the fact that the...
20. The twentieth is the fact that the...

TABLE DES MATIÈRES.

INTRODUCTION	Pages. 5-10
------------------------	----------------

PREMIÈRE PARTIE.

EXPOSITION DES FAITS.

VERS.

I. — TRÉMATODES	44
Historique. — Formation et constitution de l'œuf	ib.
Développement	46
Recherches sur l' <i>Amphistoma subclavatum</i>	49
Id. les Distomes	28
Id. le genre <i>Polystoma</i>	55
Id. le genre <i>Udonella</i>	57
Résumé	42
II. — CESTOÏDES	44
Historique	ib.
Appareil sexuel	46
Formation et composition de l'œuf	50
Développement embryonnaire	51
Résumé	60
III. — TURBELLARIÉS	61
Appareil reproducteur et formation des œufs	ib.
<i>Rhabdocèles</i>	ib.
<i>Dendrocèles</i>	66
<i>Némertiens</i>	67
Conclusions	71
Constitution de l'œuf	75
Développement embryonnaire	74
<i>Dendrocèles</i>	ib.
<i>Rhabdocèles</i>	78
<i>Némertiens</i>	ib.

	Pages.
IV. — NÉMATODES	79
Appareil femelle	80
Formation des œufs	85
Historique.	ib.
1° Nature et contenu de la partie terminale de l'ovaire.	85
2° Comment se forment les cellules geminatives? — Signification du rachis.	88
3° Où et comment se forment les globules vitellins?.	91
4° Existe-t-il une membrane autour de l'œuf avant la fécondation	95
5° Quels sont la nature et le mode de formation des membranes de l'œuf?	95
Résumé	97
Développement embryonnaire	99
Résumé	107

CRUSTACÉS.

I. — ROTATEURS.	107
Constitution de l'appareil femelle et formation de l'œuf	108
Développement embryonnaire	115
Résumé	114
II. — COPÉPODES PARASITES	115
Constitution de l'appareil femelle et formation des œufs	ib.
Constitution de l'œuf.	121
Développement	125
III. — COPÉPODES LIBRES	125
Appareil sexuel. — OEuf	ib.
Développement	128
IV. — ISOPODES ET AMPHIPODES	ib.
Appareil sexuel	129
Produits sexuels. — Formation des œufs	152
Développement	156
V. — MYSIDÉS	158
Appareil sexuel. — Formation de l'œuf	159
Développement	141
Résumé des recherches sur les Crustacés	142

MAMMIFÈRES.

Historique	145
Constitution de l'œuf	144
Formation des follicules de de Graaf	151
Formation du jeune œuf	158
Multiplication des jeunes œufs à l'intérieur des follicules	169

TABLE DES MATIÈRES.

285

	Pages.
Formation d'œufs chez l'adulte	171
Modifications que subissent les follicules et l'œuf jusqu'à leur entier développement	172
Développement embryonnaire	177

OISEAUX.

Appareil femelle et constitution de l'œuf	187
Formation de l'œuf	194
Premiers phénomènes embryonnaires	207

DEUXIÈME PARTIE.

ANALOGIES ET DIFFÉRENCES.

CHAP. I. — Étude comparative de l'oogenèse.	211
§ 1. Formation du germe.	<i>ib.</i>
§ 2. Id. de l'œuf. — Vitellus	218
Membranes	228
CHAP. II. — Étude comparative de la constitution de l'œuf	231
Analogies et différences entre l'œuf des Trématodes et des Cestoides et celui des animaux supérieurs	237
L'œuf est-il identique dans le règne animal tout entier?	238
CHAP. III. — Étude comparative des premiers phénomènes embryonnaires	239
La vésicule germinative disparaît-elle?	239
I. — Développement avec fractionnement total.	246
Fractionnement et formation du blastoderme chez les mammifères	247
Fractionnement et formation du blastoderme chez les <i>Gammarus locusta</i> , etc.	248
Fractionnement et formation du blastoderme chez l' <i>Entoconcha</i> , etc.	250
II. — Développement avec fractionnement partiel	251
III. — Développement sans fractionnement	255
Résumé.	259

TROISIÈME PARTIE.

Signification de l'œuf et des diverses parties qui le constituent	261
---	-----



TABLA DES MATIERES

285

287

291

295

DISCUT.

297

301

305

DEUXIEME PARTIE

ANALYSES ET DISCUSSIONS

311

315

319

323

327

331

335

339

343

347

351

355

359

363

367

371

375

379

TROISIEME PARTIE

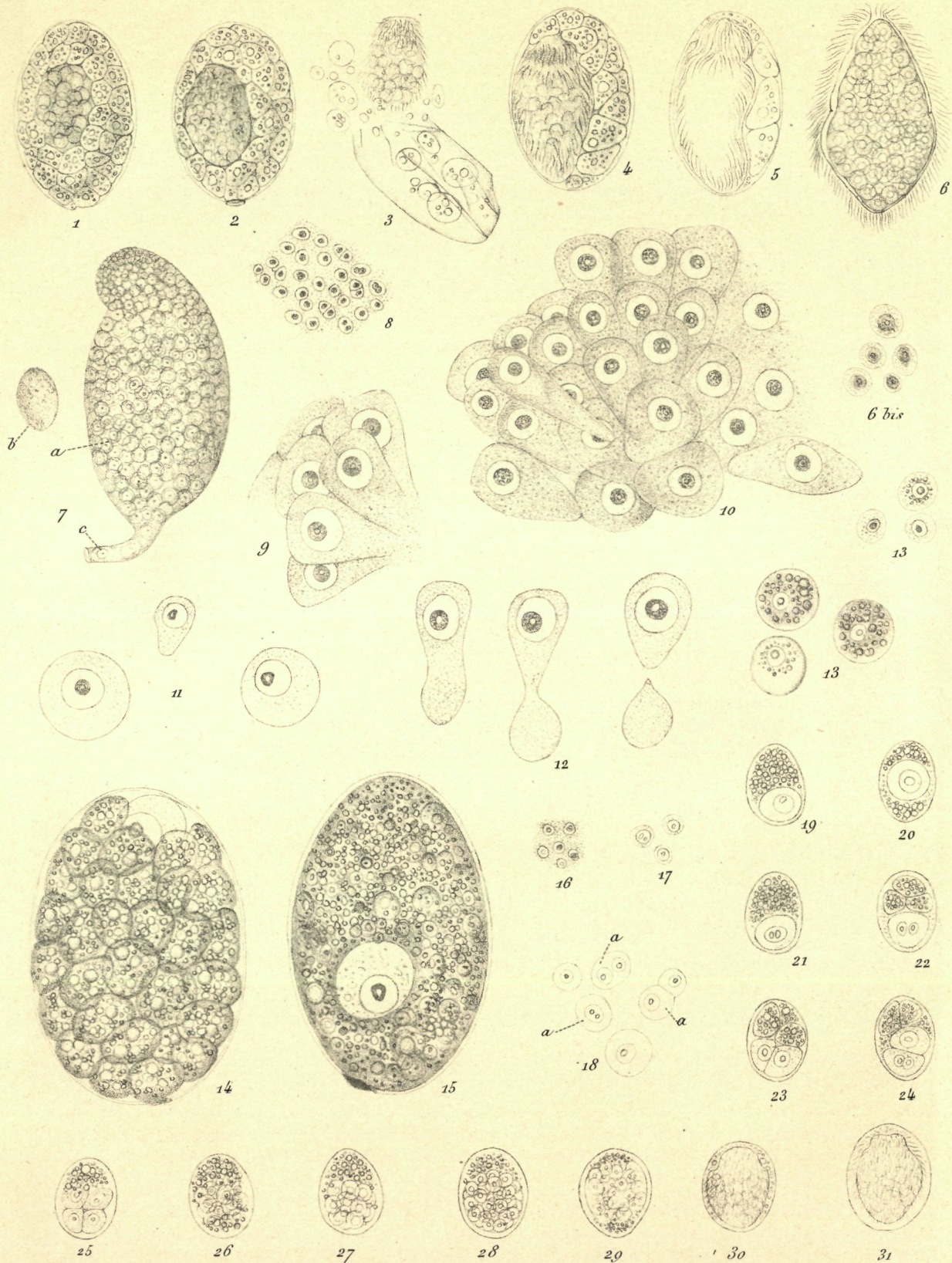
381

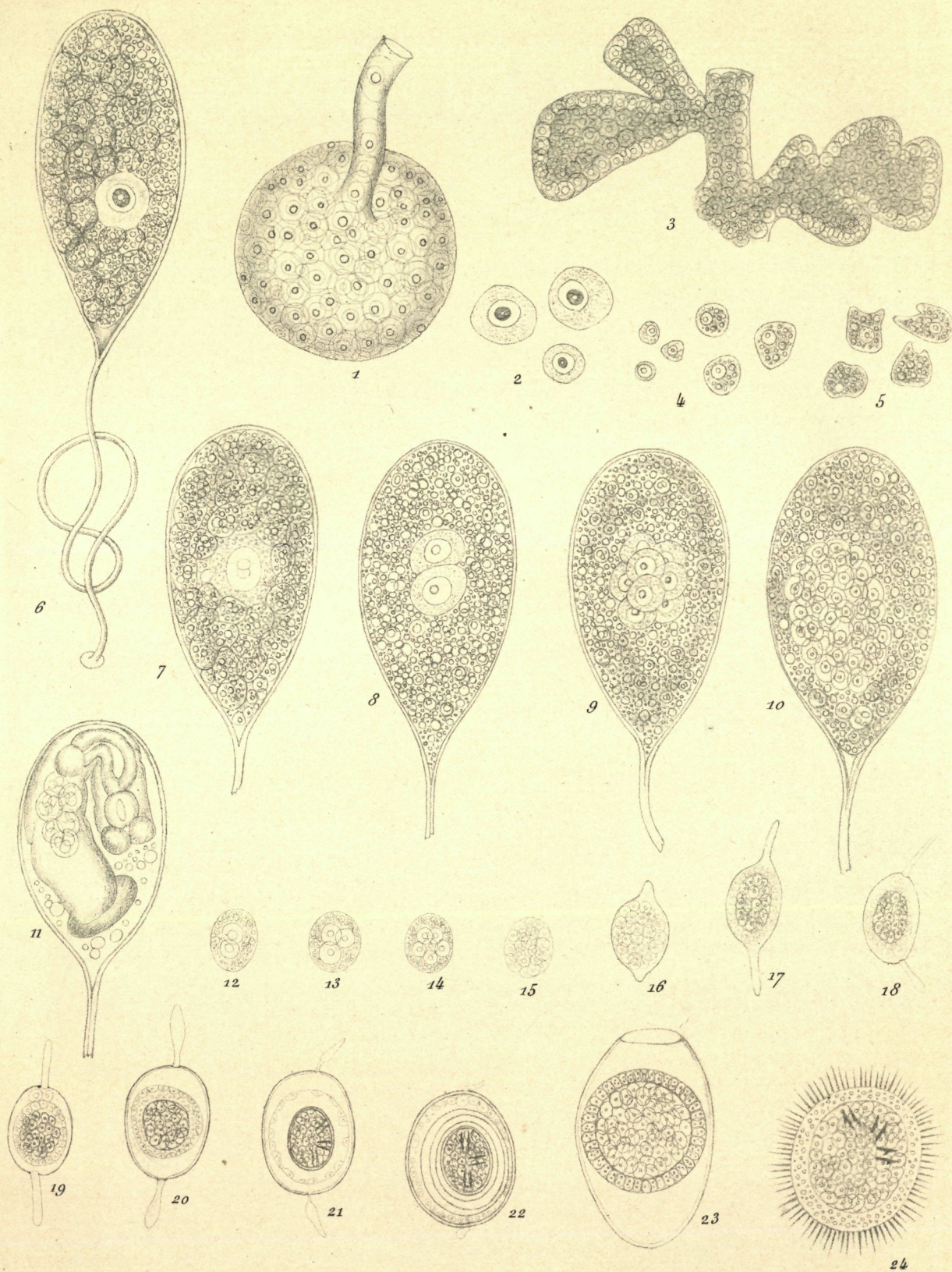
signification de l'acte et des diverses parties qui le constituent

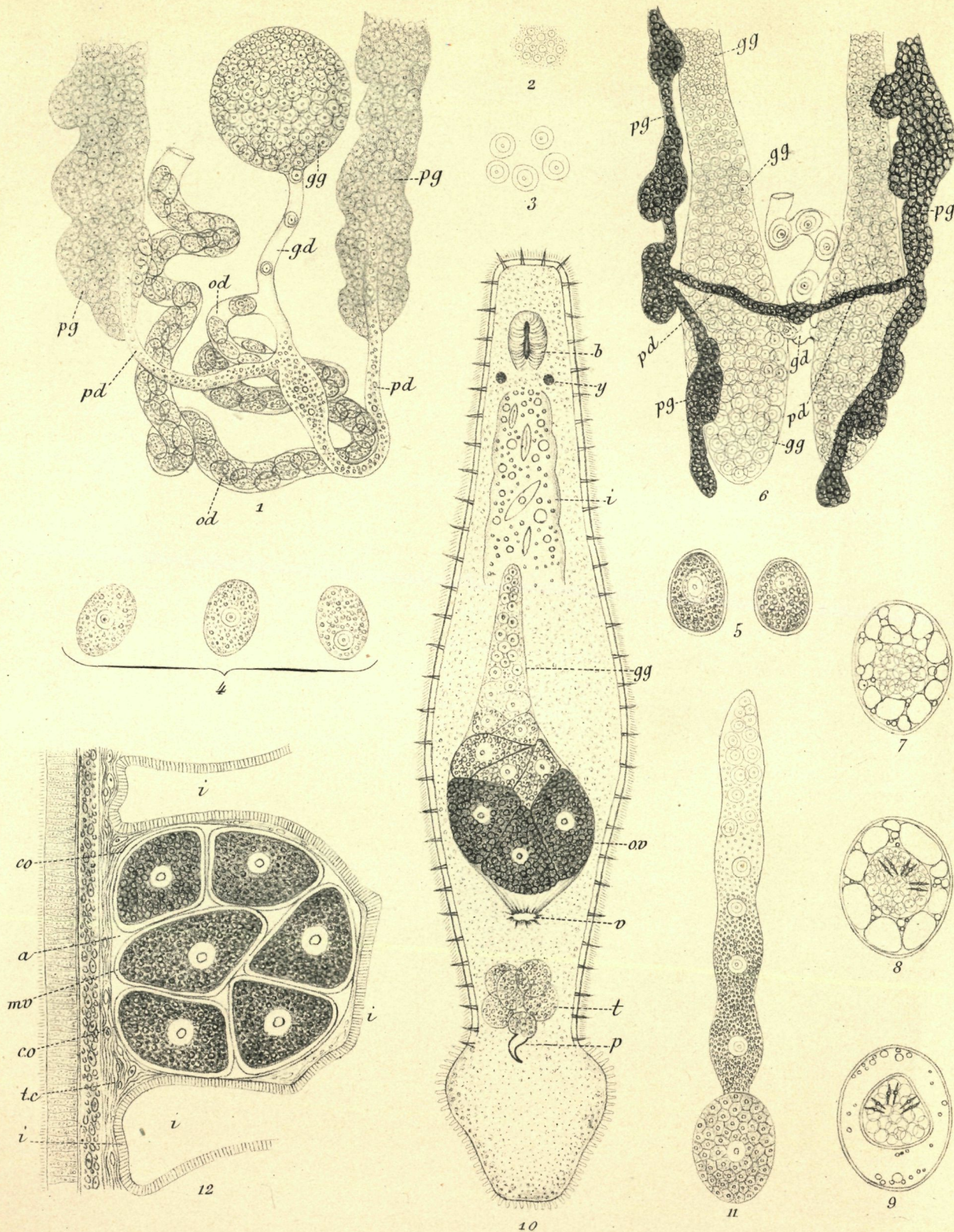


Ed. Van Beneden rad. nat. del.

Lith. G. Severeyns, lith. de l'Acad. Royale.

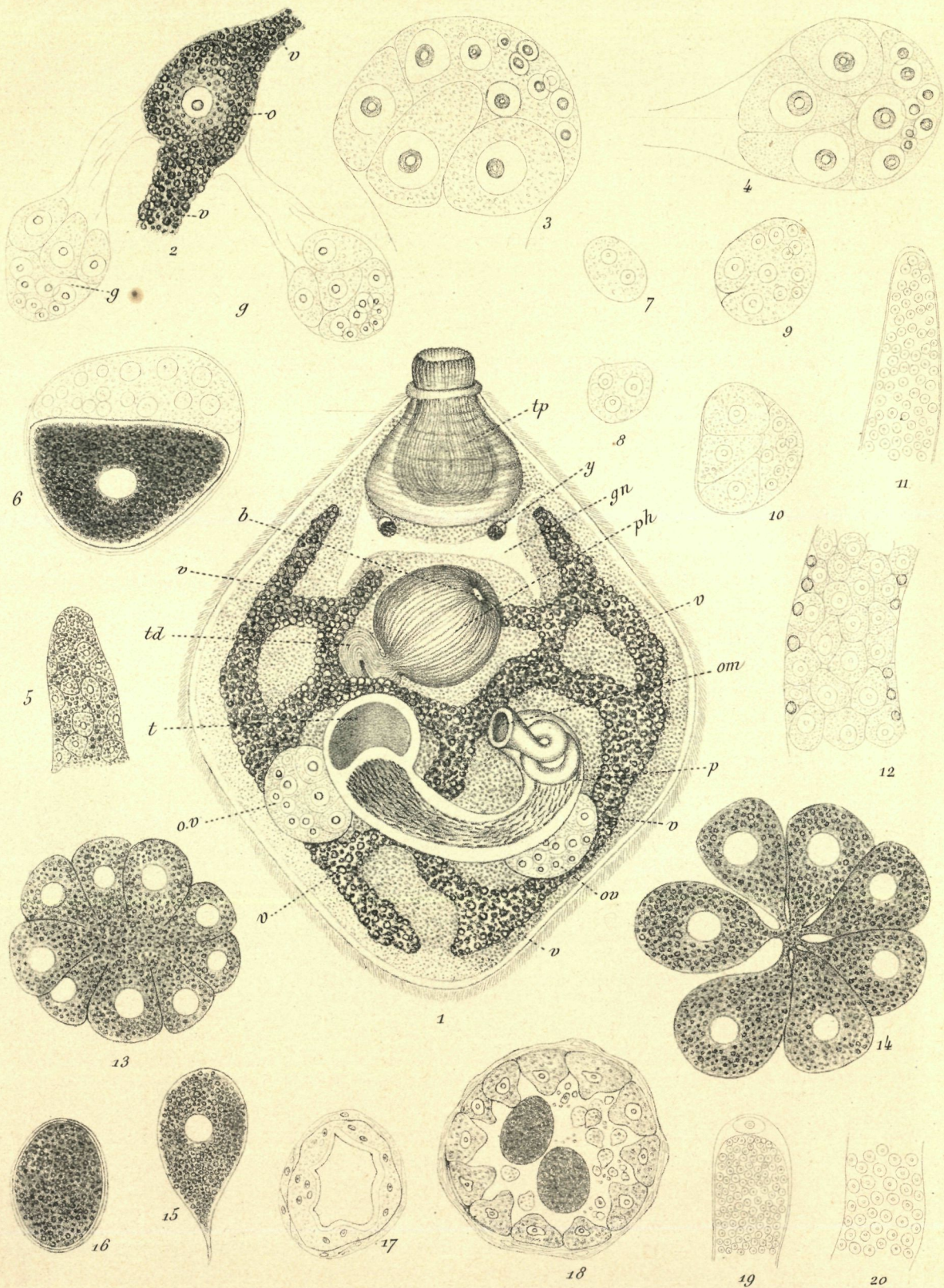






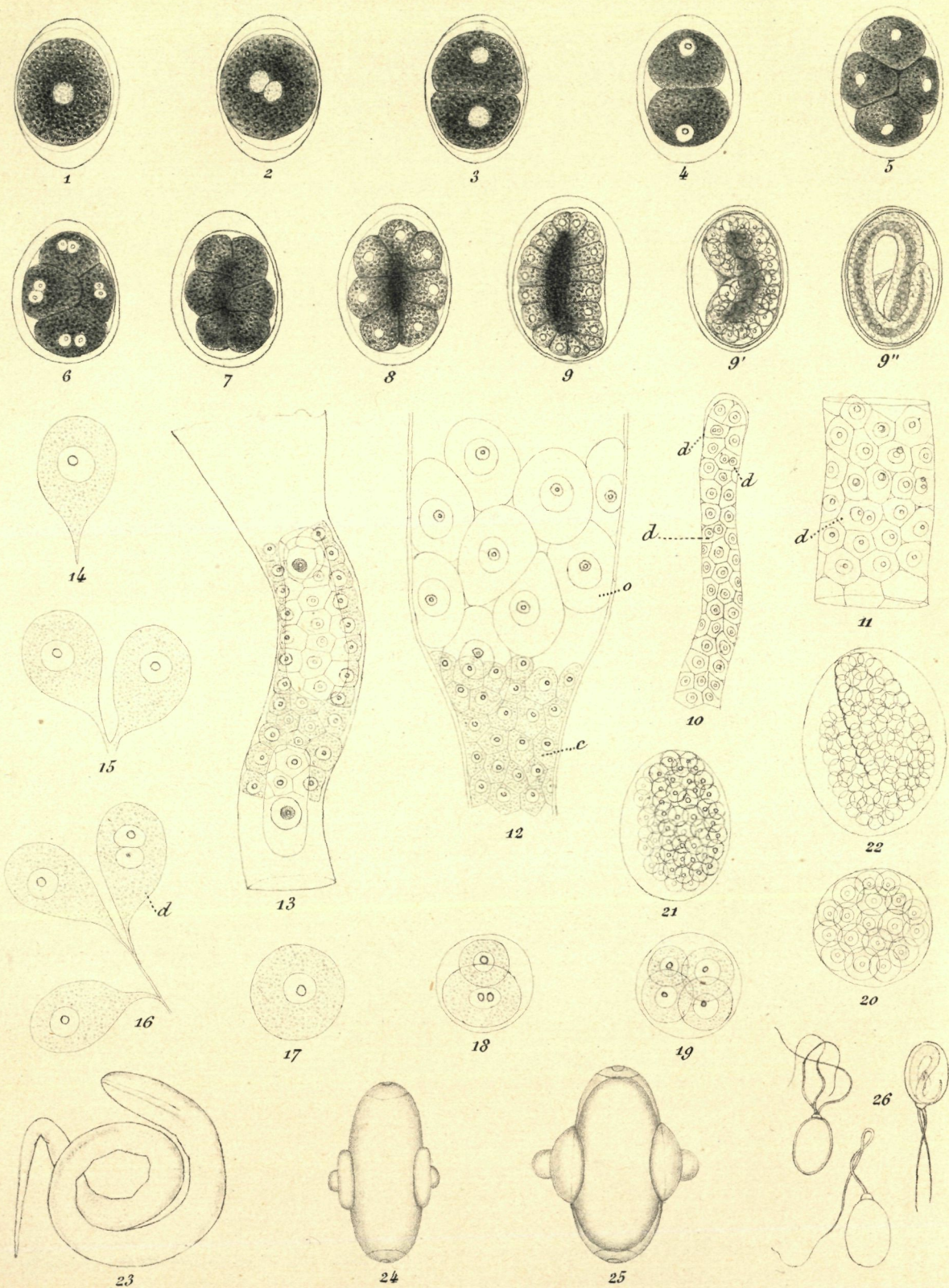
Ed Van Beneden, ad. nat. del.

Lith. G. Severeys, lith. de l'Acad. Royale.



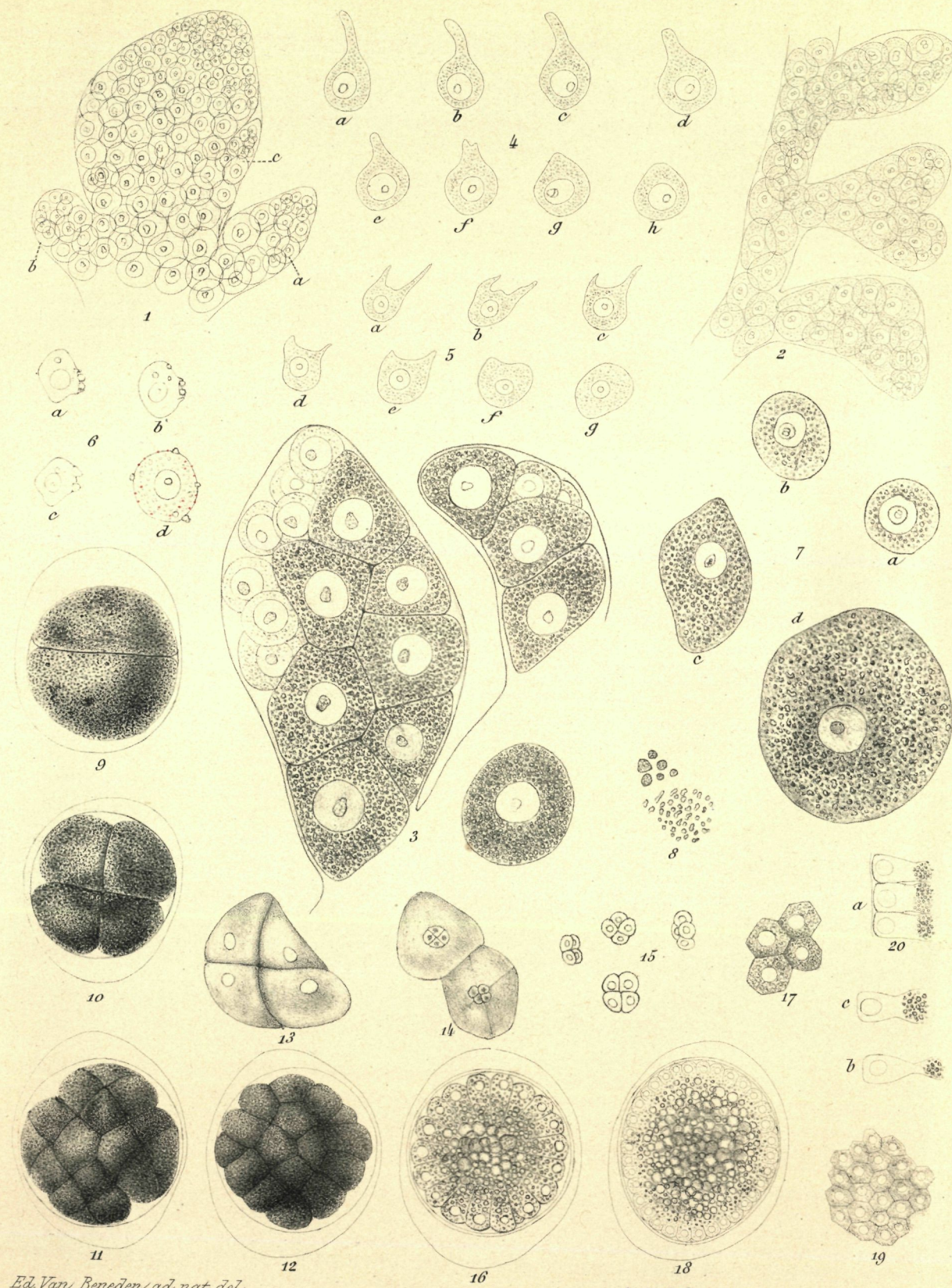
Ed. Van Beneden ad nat. del.

Lith. G. Severeys, lith. de l'Acad. Royale.



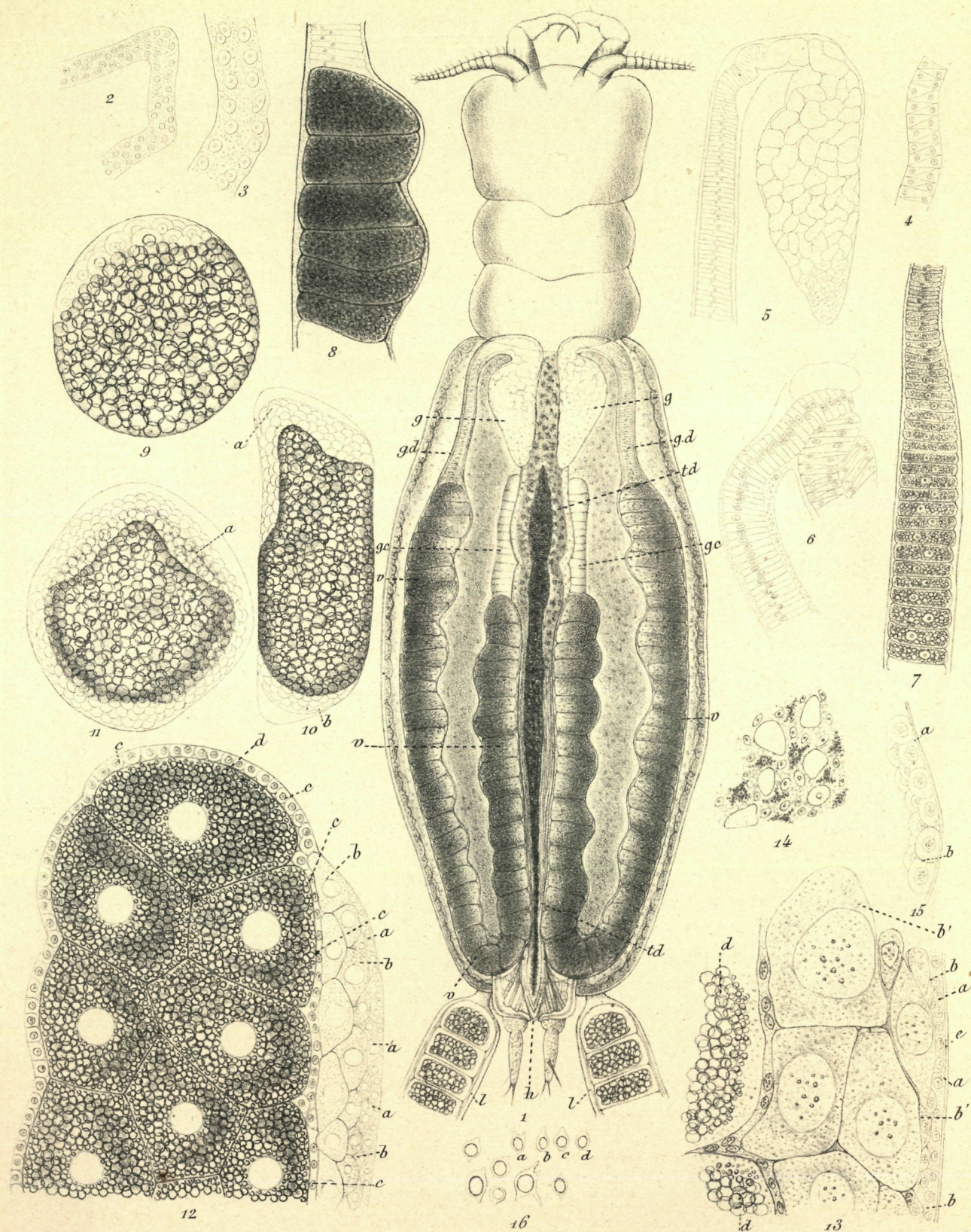
Ed. Van Beneden ad. nat. del.

Lith. G. Severeijns, lith. de l'Acad. Royale.



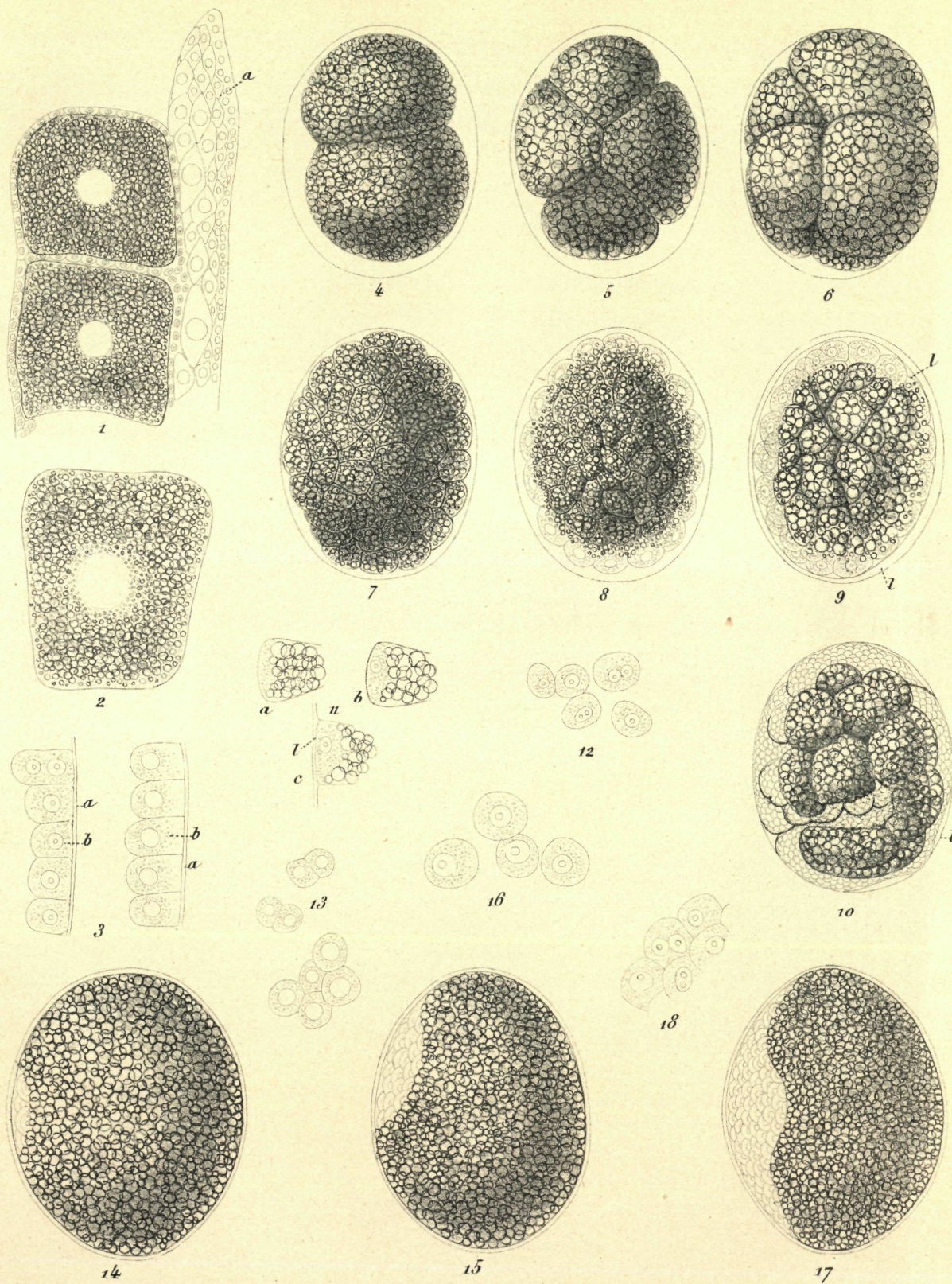
Ed. Van Beneden ad. nat. del.

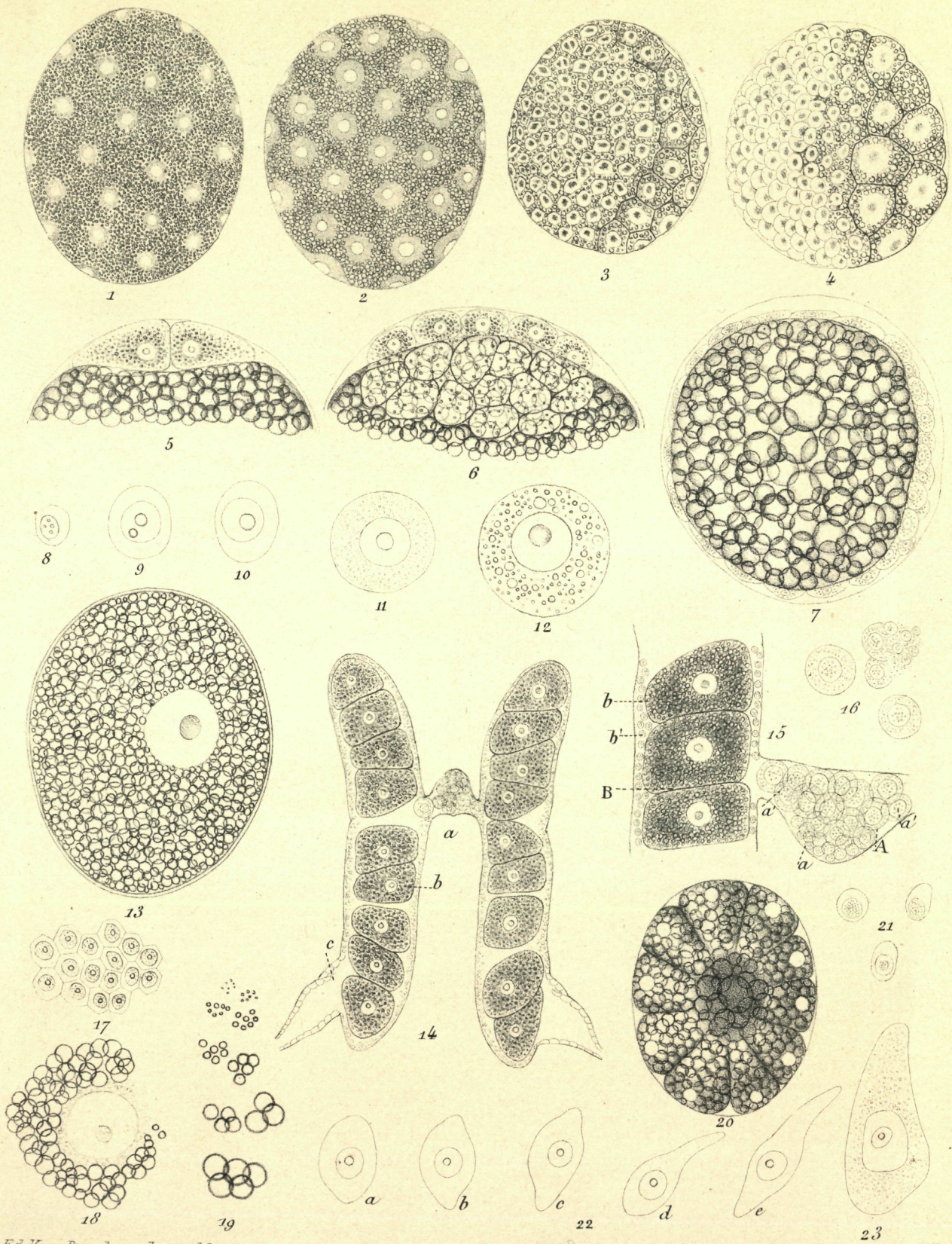
Lith. G. Severeys, lith. de l'Acad. Royale



Ed. Van Beneden, ad. nat. del.

Lith. G. Severeyns, lith. de l'Acad. Royale.





Ed. Van Beneden, aol. nat. del

Lith. G. Severeysms, lith. de l'Acad. Royale



